LE BOTANISTE

Directeur : M. P.-A. DANGEARD

MEMBRE DE L'INSTITUT

PROFESSEUR HONORAIRE DE BOTANIQUE A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

SÉRIE XXIX

FASCICULES I-VI

1939

PRIX DE L'ABONNEMENT A LA SÉRIE DE SIX FASCICULES

120 francs pour la France
150 francs pour l'Étranger



Direction : 12, rue Cuvier, Paris
et Ségrie (Sarthe)

Chèque postal : Paris 687.88

LE BOTANISTE

La collection complète du Botaniste comprenant 30 séries ou volumes est fixée au prix de 3.000 fr.

Le prix de chaque volume séparé est de 120 fr., sauf pour certaines séries plus importantes ou en voie d'être épuisées, qui ont subi une notable augmentation indiquée ci-dessous.

Série I. — Contient un Mémoire sur les Chytridinées, un autre sur les Algues avec des recherches d'anatomie végétale. Prix : 120 fr.

Série VI. — Contient en particulier un Mémoire sur les Chlamydomonadinées et une théorie de la sexualité. Prix : 120 fr.

Série X. — Contient le Mémoire si souvent cité sur le développement du périthèce chez les Ascomycètes avec 91 planches. Prix : 200 fr.

Série XI. — Contient un Mémoire sur le développement et la structure des organismes inférieurs avec nombreuses planches. Prix : 120 fr.

Série XV. — Contient le Mémoire important de Pierre Dangeard sur l'évolution du système vacuolaire chez les végétaux avec planches en couleurs. Prix : 120 fr.

Série XIX. — Contient le volume de 400 pages que nous avons publié sur l'assimilation chlorophyllienne, avec 10 planches et nombreuses figures dans le texte. Prix : 120 fr.

Série XXVI. — Particulièrement importante. Prix : 200 fr.

Les Séries I, VI, X, XV ne restent plus qu'en un nombre limité d'exemplaires.

Nota. — Le transport sera facturé à son prix de revient.

LE BOTANISTE

—

Série XXIX

—

1938

Mémoire sur la famille des Péridiniens

par P. A. DANGEARD

INTRODUCTION

Les Péridiniens constituent une famille d'algues inférieures qui prend son origine chez les Flagellés et se termine plus ou moins en cul-de-sac, autant qu'on en peut juger actuellement ; la plupart de ses représentants habitent dans la mer ; quelques espèces se rencontrent dans l'eau douce ; d'autres vivent en parasites.

Stein, après avoir constaté l'insuffisance des renseignements fournis par Ehrenberg au sujet des Péridiniens, après avoir d'autre part rendu justice aux efforts de Claparède et Lachmann, nous fournit en 1883 une belle Monographie qui sera longtemps consultée par tous ceux qui s'intéressent aux organismes inférieurs (1). Stein s'est attaché à décrire minutieusement la morphologie de ces êtres d'apparence si bizarre et de structure si particulière ; on peut dire qu'il a réussi, autant que le permettaient les moyens d'investigation dont il disposait.

Mais il était impossible à son époque d'élucider les détails d'organisation de la cellule, de suivre le cycle entier du développement, d'établir la structure du noyau et son mode de division ; d'autre part, certaines erreurs d'interprétation se trouvaient difficiles à éviter.

Le rôle des observateurs qui ont suivi était, en se bornant à l'étude de quelques types, de combler peu à peu ces lacunes et de rectifier ces erreurs.

C'est ainsi qu'on s'est aperçu bien vite que la couronne

(1) Stein, *Der organismus der Infusionsthiere*, II Hafte, Leipzig, 1883.

de faire paraître sur les espèces d'eau douce du genre *Peri-dinium* Ehrb. ; ce travail très complet et abondamment illustré est indispensable à tous ceux qui, en France et ailleurs, s'intéressent aux Péridiniens d'eau douce (1).

(1) M. Lefèvre, *Archives de Botanique*, t. II, 5, 1932.

PREMIÈRE PARTIE

Dans cette première partie, les espèces sont rangées d'après leur mode de nutrition.

Dans le premier groupe, nous décrirons longuement une espèce marine à nutrition saprophytique que nous avons pu conserver plusieurs mois en culture.

Dans le deuxième groupe, il sera question des espèces à nutrition animale ou nutrition holozoïque.

Dans le troisième, nous traiterons des espèces qui possèdent des plastes assimilateurs et par conséquent une nutrition holophytique.

Cet ordre nous a paru celui qui devait être le plus propre à faire ressortir les différences d'organisation et de structure.

La fonction de nutrition chez un organisme supérieur commande tout l'ensemble des organes ; *à priori*, on pouvait prévoir qu'il en est de même chez un être unicellulaire chez lequel les adaptations à un mode de vie différent, doivent entraîner des modifications plus ou moins profondes dans les formations ordinaires de la cellule elle-même.

Les espèces parasites, pourtant si intéressantes et si bien étudiées par Chatton n'interviendront, faute de matériel, que pour des questions de comparaison avec les groupes précédents.

Groupe I

Les Péridiniens à nutrition purement saprophytique doivent être assez rares ; parmi les espèces incolores que l'on serait tenté de placer dans ce groupe, il en est certainement qui possèdent la nutrition animale, mais qui sont dans une période de jeûne par suite des circonstances.

Tel n'est pas le cas de l'espèce que nous allons décrire maintenant, car elle a été observée presque journellement dans la culture depuis plusieurs mois sans qu'il y ait eu jamais apparence d'une ingestion de proie quelconque. On ne peut même pas objecter que l'incorporation des différentes Bactéries au milieu desquelles elle vivait, aurait pu échapper à l'observation. Nous avons assez l'habitude des observations de ce genre pour affirmer qu'il n'en est rien. La présence de ces Bactéries dans la culture prouvait simplement que le milieu était devenu favorable à la nutrition saprophytique, ce qui était dû à la décomposition au fond du flacon de nombreuses algues vertes et aussi de Diatomées.

Si, incontestablement, l'espèce que nous allons étudier est saprophytique, sa détermination, même générique, nous a laissé dans la plus grande incertitude, tellement elle se montrait polymorphe et nous avons dû nous contenter de la ranger provisoirement dans le genre *Gymnodinium* ; ce n'est que plus tard que nous nous sommes décidé, suivant l'exemple de Jollos (1), à la réunir au *G. fucorum* Kuster.

1° *Gymnodinium fucorum* Kuster.

La création de cette espèce marine est due à Kuster qui a réussi à la cultiver dans un milieu nutritif préparé avec de la gélatine de *Fucus* ; ses dimensions étaient de 65-75 μ ;

(1) V. Jollos. Dinoflagellaten studien (*Arch. f. Protistenkunde,* vol. 19, 1910).

la plus grande longueur atteignait 85 μ ; la plus petite descendait à 28 μ.

Lorsque nous avons rencontré pour la première fois en novembre 1937 l'espèce décrite ici, dans un envoi d'eau de mer provenant du Laboratoire maritime de Roscoff, et contenant des Diatomées, un *Plectonema* et divers autres organismes, nous avons été d'abord très embarrassé pour lui trouver une place parmi les organismes inférieurs.

La culture renfermait, outre les Diatomées, de nombreux Infusoires, quelques rares amibes et de nombreuses Bactéries, formant une pellicule à la surface de l'eau du flacon ; c'est dans cette pellicule que se trouvaient de petites sphères incolores, renfermant des grains en quantité variable. Il s'agissait vraisemblablement de kystes ; mais on pouvait se demander à quel organisme ils se rapportaient : Infusoire, Amoebien ou Flagellé.

Une première constatation montra que les corpuscules renfermés dans ces kystes étaient des grains d'amidon. Nous avions donc affaire à un de ces Flagellés incolores qui se trouvent à la base des principaux groupes d'organismes inférieurs ; il n'y avait plus qu'à attendre la germination de ces kystes qui commença à se produire vers le 18 janvier dernier.

A partir de ce moment jusqu'à la fin de mars, la culture est restée en bon état permettant de faire presque chaque jour des prélèvements. Tout d'abord, le nombre des zoospores mises en liberté fut très limité, mais permit cependant de reconnaître un Péridinien marin à contour ovale ou elliptique d'une longueur de 20 μ sur une largeur de 12 μ environ ; ces zoospores étaient extrêmement mobiles, animées d'un vif mouvement de rotation qui ne permettait pas de fixer exactement la position et la nature des flagelles pendant le mouvement.

Dans la description de ce Péridinien, nous allons suivre la méthode préconisée par nous et utilisée à l'occasion nombre de fois dans l'étude d'un organisme ; elle permet

plus de clarté dans l'exposition des faits, met en évidence les détails nouveaux et laisse apercevoir de suite les lacunes à combler et les problèmes à élucider.

C'est ainsi qu'après les notions de morphologie générale, nous aborderons l'étude du cytoplasme et des formations qu'il peut contenir : *nucléome*, *plastidome*, *vacuome*, *ergastome* ; les observations ainsi réalisées permettront l'examen des principales fonctions.

Morphologie générale. — Cette morphologie est assez difficile à établir parce qu'elle varie sensiblement avec les individus ; ainsi la grosseur des zoospores oscille dans de larges limites et l'aspect est très différent selon la position du corps. Celui-ci est aplati ; il possède donc une face dorsale et une face ventrale, un bord droit et un bord gauche ; un sillon transversal sépare le corps en deux moitiés : épithèque et hypothèque ; un autre sillon part verticalement du sillon transverse et divise en deux moitiés l'hypothèque (Pl. I, Fig. 1-14).

Cette description, en ce qui concerne notre espèce, est conforme au schéma des *Gymnodinium*, mais, en réalité, le sillon médian est loin d'être toujours exactement transversal. Lorsque cette disposition existe, la face dorsale montre bien une épithèque bombée, plus importante que la moitié postérieure, mais il arrive souvent que ce sillon est oblique et s'enroule en forme de S, ce qui modifie l'aspect de la face ventrale. Si l'on ajoute que le corps est très malléable et que de grosses inclusions peuvent modifier ses contours, on se rend compte des diverses particularités qu'il peut présenter.

On ne voit bien les deux flagelles que sur des objets fixés ; après avoir essayé divers procédés, nous avons reconnu que le meilleur était constitué par une fixation aux vapeurs d'acide osmique qui présente aussi, comme nous le verrons plus loin, des avantages pour l'étude du noyau.

Le flagelle qui contourne le corps peut suivre exactement

la gouttière du sillon transversal et alors, il n'apparaît nettement que dans la partie qui devient libre à l'extérieur ; il décrit alors souvent un ou plusieurs enroulements sur lui-même. Le second flagelle, après fixation, se montre comme un filament droit, dont la longueur peut atteindre de 40 à 50 μ, c'est-à-dire deux fois la longueur du corps ou davantage. Les deux flagelles s'insèrent non loin l'un de l'autre, sur la face ventrale, au voisinage de la rencontre du sillon longitudinal et du sillon transversal. On aperçoit parfois deux nodules d'insertion ou blépharoplastes ; mais comme ces éléments sont mieux représentés chez d'autres espèces, nous n'insisterons pas ici davantage à leur sujet.

Nous signalerons maintenant une première anomalie qui ne se voit qu'après fixation ; il arrive que le flagelle transversal n'étant pas maintenu dans la gouttière devient libre ; dans ce cas, il s'enroule en replis lâches autour du corps sans en épouser la surface (Pl. I, Fig. 10) ; on se rend compte alors que sa longueur n'est pas de beaucoup inférieure à celle du second flagelle.

On observe assez souvent chez les zoospores deux flagelles sortant d'une échancrure qui correspond au sillon longitudinal : ils partent du fond de cette échancrure en deux points voisins, peut-être contigus et à la sortie ils restent plus ou moins parallèles ou s'écartent l'un de l'autre en faisant un angle variable (Pl. I, Fig. 11, 12, 14). Cette disposition semble due parfois à ce que le flagelle transversal, n'étant pas retenu par sa gouttière, s'est disposé parallèlement au second ; mais il y a aussi autre chose certainement, car parfois, on aperçoit, outre ces deux flagelles d'apparence semblable, un troisième flagelle placé dans la gouttière transversale (Pl. I, Fig. 14). Ce qui complique encore la question, c'est que nous avons rencontré une zoospore avec deux flagelles droits du même type et deux autres du type contourné sortant l'un à droite, l'autre à gauche du sillon transversal ; l'appareil locomoteur dans cette zoospore était donc dédoublé.

Nous avons montré, autrefois, que lors de la bipartition, les flagelles supplémentaires naissaient progressivement par une sorte de filtration du cytoplasme ; il en peut être ainsi dans ce Péridinien ; mais nos observations récentes sur l'*Oxyrrhis marina* montrent qu'il s'agit vraisemblablement d'un dédoublement longitudinal.

Les flagelles du *Gymnodinium*, étant relativement assez gros, on pouvait espérer obtenir quelques précisions sur leur structure et par là même sur celle du cytoplasme qui les constitue. En réalité, nous les avons vus le plus souvent homogènes. Toutefois, après fixation aux vapeurs d'acide osmique et passage sous la lamelle d'une faible solution d'hématoxyline, nous avons cru apercevoir plusieurs fois une structure très finement granuleuse, mais comme on est manifestement à la limite de la vision, nous nous garderons d'en tirer une conclusion quelconque (Pl. I, Fig. 8).

Ces zoospores qui viennent d'être décrites vont s'arrêter, s'entourer d'une membrane et prendre une forme plus ou moins ovale ou sphérique ; la membrane, selon les cas, reste assez mince ou s'épaissit, de façon à montrer des couches concentriques ; elle est peu sensible aux colorants vitaux et le rouge de ruthénium la laisse incolore, ce qui ne permet pas, semble-t-il, de considérer cette membrane comme étant de nature pectique.

Les sporanges ainsi formés, sont fréquemment en état de simple bipartition et donnent par la suite deux zoospores ; lorsque le protoplasma est encore indivis, il présente assez souvent une échancrure dans sa partie médiane (Pl. II, Fig. 1-12).

Très souvent aussi, des sporanges plus gros, ayant de 20 à 25 μ de diamètre ou même davantage, subissent une seconde bipartition ; on aperçoit alors soit quatre lignes se coupant à angle droit ou encore trois lignes faisant entre elles des angles de 120° ; dans ce dernier cas, trois zoospores sont dans un même plan alors que la quatrième est située en dessus ou en dessous de ce plan (Pl. I, Fig. 20).

Enfin, quelques sporanges parmi les plus gros, fournissent huit zoospores ; dont quatre sur un même plan et deux en dessus et deux en dessous (Pl. I, Fig. 22-24).

Dans ces sporanges les sillons qui existaient sur la zoospore ont en général complètement disparu ; parfois cependant quelques traces persistent quelque temps.

Il nous est maintenant possible d'aborder les questions de structure et l'étude des différentes formations qui existent dans le cytoplasme.

Le cytoplasme par lui-même ne nous a fourni aucune observation particulière : on doit le considérer comme étant homogène et lorsqu'il apparaît dans les préparations sous l'aspect granuleux, alvéolaire ou réticulaire, cet aspect est dû aux éléments des formations qu'il renferme.

La première formation que nous décrirons avec quelques détails est le nucléome ; le noyau des Péridiniens a donné lieu à de nombreux travaux qui sont loin d'être concordants et il y aura lieu de les reprendre chaque fois qu'il sera possible dans un large esprit critique.

1° *Le nucléome.* — Cette formation ne comprend qu'un seul noyau par individu ; mais, selon les fixateurs et les méthodes de coloration employées, on arrive à des résultats très différents en ce qui concerne sa structure et son mode de division.

S'il ne s'agissait que de montrer l'existence de ce noyau dans chaque individu, rien ne serait plus facile. Il suffit, par exemple, de fixer le matériel avec de l'alcool à 95° et de colorer à l'hématoxyline pour obtenir en quelques heures de belles préparations que l'on examine soit dans la glycérine, soit dans le baume de Canada ; les noyaux y sont très beaux, très distincts et si l'on a employé le baume pour le montage, ces préparations pourront être consultées indéfiniment. Le noyau se montre constitué, avec cette méthode, par un nucléoplasme d'apparence homogène renfermant en son milieu un nucléole très noir central ou un peu excentrique (Pl. II, Fig. 1-10).

Cette méthode ne vaut rien pour ce qui concerne la structure réelle du nucléoplasme qui n'est pas en réalité homogène, ainsi qu'on le verra plus loin, mais elle est à conseiller pour mettre en évidence la présence du nucléole et son comportement pendant la division.

Une autre méthode va par contre fixer le nucléoplasme dans sa véritable constitution ; mais elle laisse le nucléole invisible ; une fixation de quelques minutes aux vapeurs d'acide osmique suffit pour arriver à ce résultat. Le noyau, dans son ensemble, ressemble à une sorte de mûre dont les grains seraient formés par des sphérules ayant 1,5 μ de diamètre ; ces sphérules sont tassées les unes contre les autres et sont toutes semblables ; on ne saurait rien voir de plus net et de plus démonstratif (Pl. II, Fig. 13-15).

Le noyau dans cette méthode conserve ses dimensions exactes qui vont de 5 à 8 μ selon les individus ; dans la première méthode au contraire, l'emploi de l'alcool produit une contraction du nucléoplasme qui réduit parfois de moitié ou presque le diamètre du noyau ; celui-ci, par suite de ce retrait, semble souvent séparé du cytoplasme par un espace vide annulaire de largeur variable, constituant en apparence une sorte de chambre.

Les deux méthodes se complètent heureusement l'une l'autre et c'est en les employant concurremment, que nous allons obtenir des notions d'une réelle exactitude en ce qui concerne la division nucléaire dans cette espèce.

Constatons d'abord que dans les sporanges en division, le noyau va augmenter son volume en modifiant sa forme ; son contour devient elliptique ; son grand axe est dirigé perpendiculairement au sillon transversal. Si le sporange montre encore une échancrure médiane correspondant à ce sillon, le sens de l'axe nucléaire est facile à fixer de même que celui du premier cloisonnement ; en somme, l'un est longitudinal alors que le second est transversal ou légèrement oblique. Mais, fréquemment, les sporanges sont sphériques ou arrondis et dans ce cas, ce n'est

que par analogie qu'on peut situer l'orientation de la division.

Cette division du noyau serait prise facilement pour un simple cas d'amitose, si l'on se contentait de l'observer avec la première méthode qui comprend l'alcool comme fixateur et l'hématoxyline comme colorant ; la description ne serait guère modifiée, ainsi que nous l'avons vérifié, avec l'emploi d'autres fixateurs tels que le formol, le Bouin Hollande, etc.; toutefois, avec l'hématoxyline ferrique, si les préparations sont réussies, le noyau se montre plus ou moins finement granuleux.

Cette description renfermant une part de vérité trouve sa place ici.

Nous savons déjà que le noyau, après fixation à l'alcool et coloration comprend un nucléoplasme d'apparence homogène et un beau nucléole central ; son contour devient elliptique et le nucléole se divise en deux moitiés ; ces moitiés en se portant à deux pôles opposés déterminent l'axe de la division ; une séparation se produit dans le nucléoplasme dont le résultat est la formation des deux nouveaux noyaux. Après la formation de la cloison médiane, le sporange contient maintenant deux individus (Pl. II, Fig. 1-12).

A s'en tenir là, on serait donc tenté de placer la division du noyau de ce Péridinien dans les cas de simple amitose.

Mais des observations anciennes qui seront reproduites dans ce mémoire, ainsi que les recherches de plusieurs savants, semblaient montrer que tout au moins chez plusieurs espèces, la division nucléaire était plus compliquée.

D'ailleurs, nous étions persuadé par nos travaux anciens sur les Eugléniens et sur les Chlamydomonadinées qu'à chaque groupe devait correspondre un type spécial de division nucléaire. Cette apparence d'amitose chez un Péridinien, même d'organisation primitive, avait de quoi surprendre.

Aussi quand la seconde méthode nous a permis de voir

nettement dans le noyau au repos, toutes ces petites sphérules agglomérées, nous avons eu la sensation que nous venions d'éviter une erreur d'interprétation.

Il s'agissait maintenant de se faire une opinion personnelle sur ce que l'on appelle la mitose syndinienne décrite par Chatton chez des Péridiniens parasites, tels que les *Syndinium* et retrouvée par Hall chez le *Ceratium hirundinella*. Nous sommes toujours resté assez sceptique sur la possibilité d'un retournement complet des chromosomes, après un prétendu dédoublement longitudinal. Nous avons toujours pensé que chez les Péridiniens comme chez les Eugléniens, on se trouvait en présence d'une simple séparation des chromospires par fission transversale.

Dans notre *Gymnodinium*, les sphérules sont tellement pressées les unes contre les autres dans le noyau à l'état de repos qu'il nous semble à peu près impossible de dire si elles ont une orientation définie. Lorsque le noyau a pris la forme d'un biscuit en augmentant son volume, ces sphérules, sans modification appréciable, ont certainement une tendance nette à s'orienter en cordon ou en files longitudinales ; mais elles restent indépendantes ; et on n'observe pas une fusion les réunissant en véritables chromosomes, comme dans d'autres espèces.

La séparation en deux noyaux a lieu par scission dans le plan médian de ces chaînettes de sphérules : leur nombre est peu élevé ; il doit être d'une douzaine environ. En tenant compte de la longueur du noyau, à ce stade de la division, on peut évaluer à une centaine à peine le nombre de ces éléments, soit une cinquantaine environ pour chaque noyau passant à l'état de repos (Pl. II, Fig. 13-24).

Pour que ce nombre se maintienne à peu près constant dans l'espèce, il est évidemment nécessaire que ces sphérules ou chromomères subissent à un moment donné une bipartition ; il est assez vraisemblable qu'elle se produit un peu avant la division du noyau, au moment de son élargissement ; mais nous ne pouvons en fournir la preuve ; de

même, nous ignorons si cette bipartition est transversale ou longitudinale par rapport à l'axe du cordon.

Nos observations ne permettent pas davantage de supposer que dans ce *Gymnodinium*, les sphérules perdent à un moment leur individualité. Ces chromomères, en se fusionnant chez d'autres espèces donnent naissance à des bâtonnets ou même à de longs filaments qui représenteraient les véritables chromosomes ou ce que nous avons désignés sous le nom de chromospires. Faudrait-il donc admettre que cette fusion des sphérules dans les chaînettes serait due chez certaines espèces à l'action des fixateurs ? Cela est peu vraisemblable et l'on se trouve en face d'une autre hypothèse, celle dans laquelle la coalescence des chromomères n'est intervenue que chez des espèces plus différenciées du groupe.

Quelle que soit l'opinion que l'on envisage, il nous semble impossible de parler ici de mitose syndinienne, impliquant une division longitudinale des chromosomes, avec une distribution à deux pôles opposés des moitiés comme dans les mitoses ordinaires.

Dans notre espèce, nous ne voyons qu'une haplomitose rappelant celle des Eugléniens, avec cette différence que dans les chaînettes de corpuscules, ceux-ci conservent leur individualité et que le nucléole, tout en se divisant, ne joue pas un rôle attractif aussi prononcé à l'égard des chromospires.

Nous n'avons rien de particulier à dire de la division du noyau dans les sporanges qui donnent naissance à quatre ou même à huit zoospores : leur comportement est le même que le précédent et avec une fixation à l'alcool et coloration à l'hématoxyline, les noyaux, même à la troisième bipartition, sont nettement nucléolés (Pl. I, Fig. 21-24).

Si la description qui précède a été faite en utilisant seulement deux méthodes principales, alors que l'arsenal des cytologistes est si riche de procédés, c'est parce que ces méthodes se complètent heureusement et que les résultats obtenus ainsi méritent confiance.

Mais nous avons passé beaucoup de temps, sans grand profit, à des essais divers que nous résumerons brièvement :

1° Les deux colorants vitaux, bleu de crésyl et rouge neutre, ne pénètrent que très difficilement dans les sporanges, lorsque la membrane est épaisse ; ainsi, dans une expérience du 10 mars, nous ne trouvons, avec le bleu de crésyl, après une action prolongée, qu'un sporange dont le noyau seul était coloré en bleu avec ses deux nucléoles. Par contre, dans le même temps, le rouge neutre avait coloré en rouge, dans une bonne moitié des sporanges, le noyau seul avec nucléole visible ou non ; le nucléoplasme était homogène ou granuleux.

2° Le Bouin-Hollande, après un sérieux lavage à l'alcool, permet une rapide coloration par l'hématoxyline ; les noyaux se colorent bien, mais les nucléoles restent invisibles. Le seul avantage de cette méthode est sa rapidité d'application ; toutefois, comme le cytoplasme lui aussi se colore assez fortement, les mailles du réseau entourant les enclaves se voient bien et l'on remarque souvent vers le centre du sporange une large plage de cytoplasme homogène.

3° Le formol seul n'est, avec une solution à 10/100, pas à recommander ici lorsque l'on emploie l'hématoxyline. Ce colorant ne pénètre pas dans les sporanges après lavage à l'eau ; il est nécessaire de passer le matériel à l'alcool pour que le colorant pénètre et les résultats que l'on obtient ainsi restent médiocres.

4° L'emploi d'un fixateur à base d'acide chromique seul ou mélangé avec du bichromate de potasse donne de meilleurs résultats : les colorations à l'hématoxyline parfois mettent en évidence, les granulations chromatiques du noyau ou chromomères et son nucléole.

Les granulations chromatiques se voient d'ailleurs, mais *exceptionnellement* avec les méthodes précédentes ; seul l'emploi des vapeurs d'osmium nous a fourni des résultats satisfaisants en nous présentant toujours ces granulations

sous forme de belles sphérules très régulières, permettant de les compter au moins approximativement.

Nous n'avons rien dit jusqu'ici de la membrane nucléaire : elle est très mince ; les sphérules sont simplement incluses dans une substance achromatique homogène peu abondante, revêtue d'une simple pellicule.

Remarquons que le noyau, en se divisant, ne subit pas d'étirement : il se produit une simple ligne de séparation entre les deux noyaux frères qui ne s'éloignent l'un de l'autre, qu'un peu plus tard, pour laisser passage à la cloison (Pl. II, Fig. 19, 24).

Dans les nouveaux noyaux, nous avons pu voir, dans quelques cas, que les chaînettes de chromomères, restées distinctes, au lieu de rester perpendiculaire à l'axe de division nucléaire, montraient déjà une tendance à l'enroulement, comme si un cordon continu se reformait sans tarder (Pl. II, Fig. 23).

2° *Le vacuome.* — Le vacuome est, dans la terminologie proposée par nous autrefois, l'ensemble des vacuoles contenues dans une cellule ou dans un organisme de nature animale ou végétale : cette désignation est passée dans le langage courant.

L'étude de cette formation est beaucoup plus avancée chez les végétaux que chez les animaux ; elle y est aussi mieux caractérisée.

Les difficultés d'une comparaison et surtout d'une assimilation complète entre vacuoles des deux règnes, animal et végétal, n'ont chance d'être résolues que par des recherches approfondies dans cette zone intermédiaire qui est constituée par les Protozoaires et les Protophytes.

Ces recherches sont commencées depuis plusieurs années : les nôtres ont été suivies par celles de plusieurs observateurs et déjà, il est facile de constater certains désaccords d'interprétation qu'il sera nécessaire d'examiner sérieusement de part et d'autre. La considération des vacuoles

digestives chez les Infusoires, les Amœbiens et certains Flagellés n'est pas sans compliquer la question, comme on l'a vu dans notre Mémoire récent sur le *Difflugia globulosa* (1).

Dans le *Gymnodinium fucorum*, la nutrition ne comporte pas l'ingestion d'aliments solides ; la question des vacuoles digestives ne se pose donc pas ; mais le corps du Péridinien est fréquemment rempli de corpuscules de nature différente, parmi lesquels une distinction des vacuoles elles-mêmes serait presque impossible sans l'emploi des colorants vitaux.

On sait que les colorants vitaux sont susceptibles de fournir d'utiles renseignements sur la basicité ou l'acidité d'un milieu ; c'est ainsi que Pierre Dangeard a constaté que le rouge neutre est d'une extrême sensibilité (2).

Les solutions de rouge neutre dans l'eau distillée du commerce qui est *neutre* au tournesol sont *roses* ; si on ajoute progressivement un peu d'acide elle conserve sa teinte rose pour devenir légèrement violacée. Dans l'eau ordinaire de la ville de Paris qui est légèrement alcaline, le rouge neutre donne une solution *orangée* qui devient *rouge brun* avec une eau plus fortement alcaline.

Le *bleu de crésyl* donne une solution *bleue* dans l'eau distillée et l'eau ordinaire comme dans une solution acide ; une solution alcaline, par exemple une solution de potasse au centième modifie la coloration qui devient violacée de façon plus ou moins intense.

La culture du Péridinien ayant eu lieu dans l'eau de mer, il y avait lieu de s'attendre à ce que le vacuome d'une façon générale, se colorât en bleu ou en violet plus ou moins foncé par le bleu de crésyl et en couleur orange ou rouge brun par le rouge neutre ; c'est ce qui a eu lieu en effet.

Le développement comprenant le stade d'activité consti-

(1) P.-A. Dangeard, Mémoire sur le *Difflugia globosa* (*Le Botaniste*, XVIII, p. 229-274, Pl. XX-XXII).

(2) Pierre Dangeard, Recherches de biologie cellulaire. Evolution du système vacuolaire chez les végétaux (*Le Botaniste*, XV, 1923, p. 1-267, Pl. I-XIV).

tué par les zoospores, et les stades de repos formés par les sporanges et par les kystes, nous avons dû étudier le vacuome à ces trois stades successifs.

1° Stade zoospore. — Ce stade qui s'est montré abondant au début de mars, est le seul où il soit facile de reconnaître un Péridinien avec son sillon transversal et le sillon postérieur qui lui est perpendiculaire ; comme il n'existe pas à ce moment de membrane proprement dite, la pénétration du colorant vital en est grandement facilitée.

C'est ainsi que le rouge neutre pénètre rapidement à l'intérieur des zoospores qui restent en activité, après coloration, une demi-heure environ. Pendant ce temps, on observe, près de la surface de nombreux corpuscules ayant un diamètre de 1,5 μ environ ; ils sont colorés en *rouge orangé* et situés en couronne sous le périplasme (Pl. II, Fig. 25-28). A cet état, on peut les comparer à ceux qui existent dans la même situation chez les Eugléniens et que l'on rattache souvent au système mucifère.

Mais cette répartition est loin d'être générale ; la grosseur et par suite le nombre varient comme chez les Eugléniens.

Ainsi, dans un assez grand nombre de zoospores, le nombre des corpuscules colorés superficiels est moins grand et leur diamètre plus élevé, atteignant 2,5 μ ; souvent ils sont accompagnés de deux ou trois plus grosses d'un diamètre de 4 à 5 μ qui occupent une position quelconque ; celles-ci peuvent exister seules (Pl. II, Fig. 28-31).

On est fondé à admettre que les plus grosses vacuoles résultent d'une fusion des petites vacuoles superficielles ; en tout cas, il me semble impossible de voir ici un système mucifère distinct qui précéderait le vacuome proprement dit : nous reviendrons plus tard sur ce sujet qui mérite d'être éclairci.

L'emploi du bleu de crésyl fournit les mêmes résultats, sauf la différence de coloration qui est bleue et qui devient rouge violacé par accumulation du colorant.

2º Stade sporange. — Ce stade, était presque le seul dans la culture en novembre et décembre 1937, tout au début de la culture et c'est pourquoi nous sommes resté perplexe, au sujet de la nature de cet organisme, jusqu'au 18 janvier 1938. Ce jour-là, nous aperçûmes le premier individu en mouvement qu'il nous fut facile de reconnaître pour un Péridinien.

Le vacuome, dans les premiers sporanges, était constitué par un mélange de vacuoles de différentes grosseurs, les plus petites étant disposées en général vers la surface ; il est bon de remarquer que beaucoup de sporanges étaient sphériques avec une membrane plus ou moins épaisse et tendance à l'enkystement.

Une coloration vitale en février portant sur de nombreux sporanges donnait de bons résultats ; les vacuoles superficielles dans les sporanges ont 2 à 3 μ ; d'autres plus grosses, intérieures ont de 5 à 6 μ ; les résultats sont rapides soit avec le rouge neutre soit avec le bleu de crésyl.

Les observations faites du 3 au 5 mars nous permettent d'assister à une abondante germination de sporanges dont les plus gros atteignent 25 à 30 μ.

Le vacuome, dans ces gros sporanges, prend des caractères particuliers ; les vacuoles sont visibles dans le cytoplasme sans l'intervention de colorant vital ; ce sont des sphères de 5 à 10 μ de diamètre, en quantité variable dans chaque sporange ; elles sont parfois pressées les unes contre les autres au nombre d'une dizaine ou davantage (Pl. II, Fig. 43-47).

La pénétration des colorants vitaux est ordinairement rapide ; tandis que le rouge neutre donne à ces vacuoles une coloration rouge, le bleu de crésyl les colore en bleu.

Tandis que sous l'influence des colorants vitaux, il se produit d'ordinaire, une précipitation du contenu en endochromies, il n'existe rien de pareil chez ce Péridinien ; ces grandes vacuoles comme les plus petites restent homogènes. Toutefois, on aperçoit assez souvent, sans réactif, à l'intérieur des grosses vacuoles, une toute petite sphérule

de 1,5 μ, réfringente à nature inconnue : parfois, il en existe deux et plus rarement trois (Pl. II, Fig. 45).

La présence de ces grosses vacuoles dans les sporanges ne semble gêner en rien la sporulation en deux, quatre ou huit spores ; elles se répartissent inégalement entre les spores sans montrer aucun changement appréciable (Pl. I, Fig. 20). On les retrouve après fixation à l'alcool ou au Bouin-Hollande et coloration à l'hématoxyline avec un contour net et un contenu homogène légèrement teinté par l'hématoxyline.

Pendant cette période de sporulation l'amidon et l'huile ne sont plus qu'en faible quantité dans le cytoplasme : l'amidon est réduit à l'état de bâtonnets ou de plaquettes et les liposomes peu nombreux sont dispersés ou localisés par endroit.

Nous avons profité de l'abondance des zoospores résultant de cette sporulation au début de mars pour examiner de nombreux individus libres fixés aux vapeurs d'acide osmique, le 12 mars et les jours suivants.

C'est ainsi que nous avons retrouvé à leur intérieur un nombre variable de ces grosses sphères qui venaient de leur être transmises par les sporanges. L'idée nous est venue que ces vacuoles pourraient correspondre à ce que l'on a désigné chez les Péridiniens sous le nom de *pusules* ; mais s'il en était ainsi, il y aurait lieu sans doute d'apporter d'importantes modifications à l'opinion que l'on s'est faite jusqu'ici de ces formations ; l'emploi des colorants vitaux apportera sans doute quelques éclaircissements sur la nature de ces pusules.

Le mode de sporulation dans cette espèce explique sans qu'il soit nécessaire d'insister, la taille différente des zoospores ; celle-ci tend à se rétablir vers un type moyen. Les plus gros individus passent fréquemment à l'état de repos et sous une mince membrane donnent naissance à deux zoospores ; ce sont des sporanges ordinaires qui assurent une multiplication moins active que les précédents,

mais plus régulière et qui tend à maintenir les dimensions de l'espèce entre certaines limites (Pl. I, Fig. 10-12).

Nous serions porté à penser que la bipartition du corps peut également se produire pendant le mouvement, mais nous ne saurions l'affirmer ; elle est toutefois probable.

3° Stade kyste. — Le 19 mars, nous constatons la présence sur les parois du flacon de culture d'une très grande quantité de kystes se trouvant au voisinage du niveau de l'eau : parmi ces kystes, les uns, pour une moitié, appartenaient aux Péridiniens ; les autres appartenaient à un Infusoire dont nous avions constaté précédemment la présence dans la culture.

Les premiers qui, seuls nous intéressaient spécialement étaient en grande majorité sphériques, d'un diamètre de 20 μ environ ; le rouge neutre ne pénétrait que rarement à cause de la membrane épaisse, à couches concentriques qui entourait ces kystes ; le vacuome, quand il se colorait, montrait une couronne superficielle de vacuoles rouges de même grosseur (2 μ) ou des sphères de taille inégale disposées irrégulièrement entre des globules d'huile et des grains d'amidon.

Le mercredi 23 mars, ayant eu l'idée de récolter, toujours sur la paroi, la pellicule qui se trouvait à 1 ou 2 cm. au-dessus du niveau de l'eau, les nombreux kystes qui s'y trouvaient se montrèrent beaucoup plus perméables que les précédents ; sans doute, la pénétration du rouge neutre était encore rare, mais le bleu de crésyl donnait des résultats remarquables qui ont permis de suivre une évolution du vacuome tout à fait semblable à celle que nous avons décrite autrefois sur quelques plantes phanérogames et que notre fils Pierre Dangeard a figurée un peu plus tard chez les Gymnospermes dans de magnifiques planches en couleur qui seront toujours consultées (*loc. cit.*, *Le Botaniste*, XV, 1923).

Cette évolution chez le *Gymnodinium fucorum* compre-

nait plusieurs stades successifs ; dans le premier, le vacuome était constitué uniquement par une couronne de petits corpuscules situés sous la membrane et dont le diamètre ne dépassait pas, à ce moment, 1,2 μ (Pl. II, Fig. 32, 33) ; dans le deuxième stade, ces éléments, tout en conservant leur situation en surface, avaient grossi, en conservant leurs positions respectives (Pl. II, Fig. 34-35) ; dans le troisième stade, les vacuoles, en fusionnant, avaient formé un réseau qui entourait les gros globules d'huile dont le kyste était rempli (Pl. II, Fig. 36) ; enfin dans un dernier stade, le réseau en se contractant donnait naissance à quelques sphères vacuolaires de grosseur variable occupant une position quelconque (Pl. II, Fig. 37). Le vacuome avait pris finalement les caractères qu'il nous a montrés soit dans les zoospores, soit dans les sporanges.

Remarquons que le premier stade de cette évolution du vacuome apparaît aussi avec une grande netteté chez les jeunes zoospores où il pourrait être pris, comme on l'a vu, pour un système mucifère ; mais les transformations sont plus rapides, de sorte que le dernier stade se rattache moins facilement au premier dans les zoospores que dans ces kystes.

Nous trouvons une explication de ces différences dans le mémoire de Pierre Dangeard où nous lisons dans les conclusions : « Les formes filamenteuses ou réticulées du vacuome se produisent lorsque les conditions suivantes sont réalisées à l'intérieur des tissus :

1° Un cytoplasme épais ou encombré d'abondantes productions figurées telles que l'huile ;

2° Une substance vacuolaire de consistance demi-fluide ;

3° Une activité cellulaire intense. Elles ne correspondent pas à la présence d'un produit particulier dans le vacuome. Ces filaments et ces réseaux ne constituent jamais qu'un état transitoire correspondant à une certaine période de l'évolution vacuolaire. »

Il est remarquable que des conclusions applicables au vacuome des Gymnospermes soient également vraies en ce qui concerne un Péridinien. Ajoutons que la connaissance de l'évolution du vacuome dans ce dernier organisme doit rendre très prudent dans la façon d'envisager le système mucifère chez les Protophytes et les Protozoaires.

Dans cette étude du vacuome, nous avons constaté à nombreuses reprises que la pénétration des colorants vitaux à l'intérieur du corps se fait dans des conditions très variables ; tantôt, elle a lieu très rapidement en quelques minutes, alors que parfois, elle exige des heures ou même se montre impossible. La rapidité d'action dépend évidemment pour une très large part de la membrane, de son épaisseur et de sa perméabilité ; mais il y a d'autres facteurs qui interviennent et qui sont liés à la nature du contenu cellulaire et aussi à la température. La question est donc très complexe et nous nous bornons à constater l'existence d'un fait, sans chercher à en expliquer le fonctionnement et les différentes moralités.

C'est une constatation de ce genre que nous faisions en 1916 (1) en apportant des précisions nouvelles aux anciennes observations de Pfeffer sur la rapidité de pénétration d'un colorant vital à l'intérieur de cellules ; voici comment nous nous exprimions :

« Le matériel de choix pour cette étude est constitué par une Algue, le *Conferva bombycina*, qui possède, comme nous l'avons montré ailleurs, au milieu de chaque cellule, un amas de corpuscules réfringents très chromatiques. On peut se servir également d'espèces appartenant soit au genre *Spirogyra*, soit au genre *Mesocarpus*, qui possèdent dans leur grande vacuole de nombreux corpuscules tannifères également très chromatiques.

« Pour établir la rapidité de pénétration du colorant dans

(1) P.-A. Dangeard, Note sur la vitesse de pénétration des substances à l'intérieur des cellules végétales (*Bull. Soc. Botanique de France*, t. 63, 1916, p. 162).

la cellule, il suffit de plonger pendant deux secondes au plus quelques filaments de ces Algues dans la solution colorante : on lave immédiatement dans l'eau pour débarrasser les filaments de toute trace du colorant et on porte sous le microscope. Avec un peu d'habitude, cette série d'opérations n'exige pas plus de trente secondes.

« Bien que l'Algue n'ait séjourné dans le colorant que deux secondes, on constate que, dans le *Conferva bombycina*, l'amas de granules central est déjà nettement coloré. Il en est de même pour quelques-uns des corpuscules tannifères des *Spirogyra* et des *Mesocarpus*.

« La sensibilité de cette méthode est limitée par des difficultés matérielles qu'il sera peut-être possible de surmonter : il n'en reste pas moins cette démonstration qu'en un temps excessivement court, la plante a introduit à son intérieur une substance qu'elle a fixée de suite et accumulée sur certains éléments à l'exclusion d'autres. En effet, la coloration des corpuscules est beaucoup plus intense que celle du bain lui-même et, d'un autre côté, le cytoplasme traversé par le bleu de crésyl est resté complètement incolore. »

Nous avons noté précédemment à propos du noyau que pour certains états du sporange le noyau seul se colorait, à l'exclusion des vacuoles : c'est ainsi qu'au cours d'une expérience, la moitié des sporanges avaient ainsi leur noyau coloré en rouge par le colorant vital. Peut-être faut-il voir là quelque chose qui rappelle que, dans le *Conferva bombycina*, l'amas de granules central est déjà nettement coloré avant tout autre élément du vacuome ; mais on ne saurait guère à l'heure actuelle donner une explication satisfaisante de ce phénomène.

Citons encore une dernière observation à propos du vacuome : un essai fait avec le rouge de ruthénium n'a pas fourni de résultats satisfaisants ; nous n'avons observé la pénétration que sur quelques zoospores et elle s'est montrée incomplète ; seuls les gros corpuscules étaient colorés en rose rouge, accompagnés de deux ou trois plus petits seulement.

L'observation est cependant intéressante, car elle nous semble prouver que le contenu de ces vacuoles renferme en proportion notable une sorte de mucus de nature pectique, qui est utilisé dans la formation des membranes des sporanges et des kystes.

Le vacuome contient en outre des substances albuminoïdes et autres : ainsi, nous avons vu dans des préparations colorées à l'hématoxyline ferrique les petites vacuoles primitives qui forment couronne sous la membrane colorées en noir et simulant des cytosomes.

3° *Le plastidome.* — Le plastidome est l'ensemble des plastes ; ces plastes sont généralement colorés en vert par de la chlorophylle, mélange de plusieurs pigments ; ces plastes sont chargés de la fonction chlorophyllienne génératrice d'amidon ou de paramylon.

Mais, chez les Protophytes, on rencontre à la base des groupes qui évoluent dans la direction végétale et possèdent la nutrition holophytique, quelques espèces incolores qui fabriquent cependant de l'amidon ou un corps voisin.

L'exemple le plus caractéristique est fourni par les espèces du genre *Polytoma* qui est à la base des Chlamydomonadinées ; nous avons fait remarquer autrefois que la localisation de l'amidon dans l'intérieur du corps pouvait laisser supposer un stade primitif annonciateur d'une spécialisation en plastes. Depuis, on a été beaucoup plus loin et plusieurs cytologistes comme Lwoff ont décrit dans ce genre de véritables plastes qui ne différeraient des autres de la même famille que par l'absence de pigment, entraînant celle de la fonction chlorophyllienne.

S'il en était réellement ainsi, ces plastes incolores feraient naturellement partie du plastidome au même titre que les autres ; mais il nous reste un doute sérieux sur une assimilation aussi complète et nos observations sur le *Gymnodinium fucorum* sont de nature à justifier toutes les réserves.

Sans doute, un chloroplaste dans des conditions spé-

ciales, soit du fait d'un changement dans le milieu nutritif, soit par privation de lumière, peut revenir à l'état incolore ; c'est le cas des *Astasia* et de certaines Euglènes ; mais il en va tout autrement, lorsque chez un *Polytoma* on a devant soi une structure primitive qui a précédé très vraisemblablement celle des espèces à chloroplastes.

On saisit la différence ; il s'agit de savoir si, dans l'évolution, les chloroplastes, les phéoplastes, etc., proviennent de plastes, tels que ceux qui persistent encore dans les espèces incolores. Ou bien doit-on admettre que la fonction amylifère est une propriété primitive du cytoplasme que l'on ne rencontre plus que dans de rares organismes ?

Si cette dernière opinion l'emportait, il faudrait envisager les relations qui ont pu s'établir entre la production d'amidon dans le cytoplasme et la différenciation ultérieure des plastes. Grâce à l'amidon et à son métabolisme, le cytoplasme au contact de cette substance se serait peu à peu différencié en véritables plastes. Autrement dit, l'*apparition d'amidon aurait précédé celle des plastes, lesquels se seraient imprégnés par la suite des pigments assimilateurs.*

Certaines remarques sembleraient venir à l'appui de cette hypothèse ; ainsi dans le sommet végétatif d'un bourgeon d'*Elodea Canadensis*, on constate que très près du point de végétation, les jeunes plastes incolores sont imprégnés d'amidon et se colorent par les réactifs iodés. Ce n'est qu'un peu plus tard que l'amidon est remplacé par de la chlorophylle et que les plastes deviennent alors de véritables chloroplastes qui, désormais, joueront leur rôle dans la photosynthèse. Il n'en est pas moins vrai qu'à un stade de leur développement, ils pourraient être confondus avec de simples grains d'amidon et l'on peut avancer que les observations de ce genre mériteraient d'être multipliées et approfondies.

Il est également un autre aspect de la question qui mériterait peut-être d'être examiné de près à nouveau. On sait qu'un plaste incolore ou un chloroplaste peut se transformer

en un grain d'amidon en ne conservant qu'une très faible partie de sa substance : si minime que soit celle-ci, elle suffira à reconstituer lors de la digestion de l'amidon, le plaste lui-même et son pigment assimilateur. Certes nous ne doutons pas et pour cause de cette réversibilité, mais nous avons toujours été intrigué par la question de savoir quel était le minimum de cette substance du plaste nécessaire à sa reconstitution.

En d'autres termes, notre préoccupation en écrivant ces lignes, est de chercher à éclaircir la question de l'origine des plastes dans le règne végétal. Nous pensons qu'elle est lieé à une production préalable d'amidon dans le cytoplasme telle qu'on l'observe encore chez quelques espèces primitives comme le *Gymnodinium fucorum* ; la différenciation des chloroplastes dans le bourgeon d'*Elodea* aux dépens de corpuscules imprégnés d'amidon et les cas analogues, ainsi que les phénomènes de réversibilité dans la production d'amidon à l'intérieur d'un plaste et la reformation de ce plaste, nous paraissent des phénomènes se rapportant à l'ontogénie et à la phylogénie de la fonction chlorophyllienne. A ce titre, l'idée en suscitant de nouvelles recherches peut avoir son utilité ; on ne peut s'attarder plus longtemps à attribuer l'origine des plastes à une simple variété de mitochondries.

Ces quelques considérations montrent l'intérêt qui s'attache à l'étude des organismes inférieurs incolores, lesquels tout en étant dépourvus de chlorophylle, n'en fabriquent pas moins de l'amidon. Il est nécessaire d'arriver à savoir exactement si la production de cet amidon est toujours liée à la présence de plastes incolores ou leucoplastes ou si elle est une propriété primitive du cytoplasme, maintenant disparue.

Le *Gymnodinium fucorum* semblait devoir fournir à cet égard un excellent matériel d'études, puisque cette espèce qui est incolore, renferme souvent une grande quantité d'amidon soit dans les zoospores, soit dans les sporanges.

L'amidon se colore très facilement dans cette espèce par les réactifs iodés et en particulier par l'iodure de potassium ; il se présente sous la forme de gros corpuscules globuleux et aussi sous celle de bâtonnets, de plaquettes minces ou encore de fines granulations ; c'est surtout lorsque l'amidon est rare que le volume des grains diminue jusqu'à disparaître en partie. Dans un même prélèvement, la quantité d'amidon varie considérablement et dans les zoospores et dans les sporanges ; il m'a paru que sa diminution était en rapport avec l'importance prise par le système vacuolaire.

La répartition de l'amidon dans le cytoplasme est tout à fait irrégulière : tantôt, il est dispersé dans tout le corps ; tantôt, il est localisé en certains points : ainsi il forme parfois un cercle à quelque distance de la surface ; on le voit aussi entourant complètement le noyau qui, sur le vivant, pourrait être confondu avec une grosse vacuole ; ailleurs il est mélangé avec les corpuscules vacuolaires (Pl. II, Fig. 30-31, 38, 41, 43, 47).

Le fait que les grains d'amidon se voient parfois au contact du noyau sur toute sa surface suffirait à lui seul pour écarter l'idée que l'amidon prend naissance à l'intérieur d'un plaste ; nous n'en connaissons pas qui, chez les organismes inférieurs, occupent une telle situation ; mais la répartition très irrégulière des grains amylacés apporte une preuve encore plus convaincante en faveur de l'absence de plastes.

Nous ne devons pas oublier cependant que chez les Péridiniens, les phéoplastes quand ils existent, sont assez nombreux et de structure corpusculaire ; mais ils se colorent facilement par les méthodes cytologiques et ce n'est pas l'absence de pigment dans les espèces incolores qui pourrait empêcher de les reconnaître dans les préparations, après l'action des fixateurs et de l'hématoxyline. Or dans ces préparations, les grains d'amidon se sont toujours montrés comme des lacunes incolores limitées par le réseau cytoplasmique plus ou moins coloré.

Nous sommes donc convaincu que, dans notre espèce, il n'existe pas de véritable plastidome, et qu'elle est ce qu'on appelle apoplastidiée.

Quant à savoir s'il s'agit là d'un état primitif ou de la régression d'un plastidome chlorophyllien, il est impossible actuellement de se prononcer.

Nous ne saurions mieux faire à ce propos que de rappeler où en est la question chez les Eugléniens ; le passage suivant d'un travail de Chadefaud sur l'anatomie comparée des Eugléniens publié en mars 1937, dans la série XXVIII du *Botaniste*, p. 154-155, va nous fournir quelques renseignements à ce sujet :

« Le plastidome « ectodermique » des Eugléniens est en principe chlorophyllien. Toutefois, il est formé de leucoplastes chez une curieuse Euglène décrite par Pénard (1921) : *E. pseudomermis*. D'autre part, chez certaines espèces, on peut lui faire subir des transformations, que Lwoff et Dusi (1935) proposent de grouper sous trois rubriques :

« a) *dépigmentation réversible* : cas de *E. gracilis* cultivée à l'obscurité en milieu nutritif (Zumstein, Ternetz, Pringsheim, Mainx, Lwoff et Dusi, C. L. Baker) ; comme chez les autres organismes, la dépigmentation du plastidome s'accompagne d'une importante diminution de son volume ;

« b) *dépigmentation irréversible* : Lwoff et Dusi admettent que c'est le cas de la souche d'*E. gracilis* étudiée par Ternetz (1912) ; par culture en milieu peptoné, cette souche est devenue irréversiblement incolore, mais elle a continué à élaborer du paramylon ; Lwoff et Dusi en déduisent qu'elle devait alors posséder des leucoplastes devenus incapables d'élaborer de la chlorophylle, quelles que soient les conditions de milieu ;

« c) *disparition complète* : cas de *E. mesnili*, cultivée par

Lwoff et Dusi (1935) en milieu peptoné et à l'obscurité ; dans ces conditions, les plastes se divisant moins vite que les cellules, on obtient des cellules apoplastidiées.

« Parmi les autres Euglénomonadines, les Astasines qui, bien qu'incolores, élaborent du paramylon, seraient irréversiblement leucoplastidiées, comme l'*E. gracilis* de Ternetz : les Péranémines, incolores et dépourvues de paramylon, seraient apoplastidiées. »

N'oublions pas que dans son travail de 1912, Ternez, constatant que l'*Euglena gracilis* dépigmentée continue de former du paramylon alors que les plastes semblent manquer, admet que le plastidome n'est pas nécessaire à la formation du paramylon ; dans des recherches plus récentes (1933) Baker sur la même espèce vivant en saprophyte arrive à des conclusions identiques ; la formation du paramylon serait élaborée par le cytoplasme sans l'intervention d'un plastidome.

Dans ce passage, la discussion n'a en vue que les relations entre le plastidome chlorophyllien ou non. Chez le *Gymnodinium fucorum*, nous trouvons de l'amidon proprement dit dans une espèce incolore où les plastes manquent presque certainement.

Rien ne nous permet de supposer que ce Péridinien ait possédé à un moment donné des plastes colorés assimilateurs, qu'il aurait perdus ultérieurement : nous avons plutôt des raisons de croire qu'il représente une espèce primitive dépourvue de plastes comme la plupart des Flagellés et quelques Protophytes occupant la base de la série végétale.

4° *Le chondriome.* — Lorsqu'on examine des préparations de ce Péridinien fixées au Regaud et colorées à l'hématoxyline, on aperçoit assez souvent de petits corpuscules noirs disposés en couronne sous la paroi des sporanges ; on pourrait facilement les prendre pour des mitochondries.

Nous ne le pensons pas et nous les rattachons sans hésitation à ces sphérules qui sont à l'origine du vacuome dans les zoospores, les jeunes sporanges et les kystes.

Nous avons vu que des corpuscules qui se colorent facilement soit par le rouge neutre soit par le bleu de crésyl forment chez les zoospores une couronne très régulière au voisinage de la paroi ; les vacuoles plus grosses et de volume inégal n'apparaissent que plus tard aux dépens de celles-ci ; la même disposition se rencontre également dans les sporanges et les kystes.

Les corpuscules chromatiques de surface sont donc vraisemblablement à l'origine du vacuome ; leur coloration par l'hématoxylène est due à la métachromatine. En tout cas, les corpuscules noirs colorés par les fixations chromiques et l'hématoxyline chez le *Gymnodinium*, occupent la même position chez les zoospores et les jeunes sporanges que les chromies du vacuome : la grosseur est la même ; les figures sont superposables.

Nous pensons, à la suite de ces constatations, que les corpuscules en question ne sont pas des mitochondries, mais des éléments du vacuome.

Après avoir identifié avec soin les différents éléments qui se trouvent dans le cytoplasme de cet organisme et suivi leurs transformations, nous concluons à l'absence de chondriome comme nous l'avons fait en ce qui concerne le plastidome.

5º *L'ergastome.* — L'ergastome est constitué, dans notre manière de voir par les liposomes ; ceux-ci représentent dans la cellule, non des éléments vivants susceptibles de se multiplier indéfiniment par bipartition, mais simplement des produits de sécrétion réunis en général sous le nom de lipides.

Leur étude n'en est pas moins pleine d'intérêt ; en suivant leurs transformations pendant la vie cellulaire, on assiste à l'un des aspects du métabolisme qui est l'apparition

de l'huile, son emmagasinement, son utilisation et sa disparition.

Lorsqu'on envisage ces liposomes dans les plantes ordinaires, on les trouve en général sous la forme de petits éléments sphérulaires réfringents, nombreux, qui circulent avec rapidité à l'intérieur des filaments de cytoplasme ; leur histoire est longue à établir, car ils subissent des modifications dans les différents organes de la plante et surtout dans les graines.

Il n'en est plus de même dans un organisme unicellulaire puisque tous les changements qui se produisent dans la morphologie de ces éléments sont effectués au cours d'une seule génération, comme chez notre Péridinien.

Toutefois chez ce *Gymnodinium*, les liposomes se présentent rarement sous l'aspect de ces petits éléments sphérulaires, tous à peu près de même grosseur, qui circulent à grande vitesse dans les courants cytoplasmiques des plantes supérieures. D'abord, il nous faut constater que ces courants n'existent pas ou sont difficiles à apercevoir, et d'autre part, les petits liposomes sont presque toujours mélangés à des liposomes plus gros ; ils passeraient même inaperçus si nous n'avions le moyen facile de les déceler à l'aide de l'acide osmique, employé à l'état de solution ou de vapeur.

Voici l'une des expériences qui ont été faites par ces deux moyens ; elles étaient concordantes, ainsi que d'autres qui ont été effectuées à différents intervalles.

Dans le but de montrer avec la plus grande certitude que l'amidon chez le *Gymnodinium* marin incolore ne résulte pas de la présence de plastes, nous avons examiné comparativement le comportement des grains d'amidon avec celui des liposomes et des chromidies dans les sporanges.

Le 19 mars, nous pouvions disposer d'un matériel abondant extrêmement favorable ; à la limite du niveau de l'eau dans le flacon de culture se trouvait sur tout le pourtour une pellicule blanche formée de bactéries ; cette pellicule,

attachée plus ou moins à la paroi, renfermait des centaines de sporanges à l'état de repos (Pl. II, Fig. 38-41).

La plupart de ces sporanges observés sur le vivant renfermaient de grosses sphères réfringentes, accompagnées d'autres corpuscules amylacées plus petits (Pl. II, Fig. 43).

Comme ces sporanges passaient à l'état de repos, nous avons essayé de suivre les transformations subies, pendant cet enkystement par les diverses formations, fournissant les chromies, l'amidon et l'huile.

L'acide osmique en vapeur colorait en noir les gros sphères dont le contour se plissait irrégulièrement (Pl. II, Fig. 42) ; l'évolution de cette huile était facile à suivre ; au début, sur les jeunes sporanges, les liposomes étaient petits, peu nombreux et disposés souvent latéralement en un ou deux groupes ; leur grosseur est irrégulière (Pl. II, Fig. 38, 41) ; dans d'autres sporanges, les liposomes sont devenus plus gros, sans doute par fusion ; à côté de quelques-uns qui atteignent 5 μ, d'autres ne dépassent guère 1,5 μ ; leur position est encore quelconque et ils sont mélangés aux grains d'amidon ; ou ils sont situés en des points différents du sporange.

La quantité d'huile augmente ; les liposomes dont la plupart atteignent entre 3 et 5 μ arrivent presque au contact, ne laissant entre eux qu'un réseau de cytoplasme étroit : c'est dans ce réseau que les grains d'amidon s'amincissent, sont réduits par digestion à l'état de plaquettes qui finissent par disparaître (Pl. I, Fig. 25-28).

En résumé, la quantité d'huile semble augmenter en relation avec la diminution d'amidon.

Nous avons vu, au début de cette étude sur *Gymnodinium fucorum* qu'il avait été d'abord rencontré par Kuster ; on a pu être surpris que les dimensions fournies par Kuster sont de moitié supérieure environ à celles qui ont été rencontrées dans notre espèce.

Ces mêmes différences se sont manifestées dans des récoltes examinées par Jollos qui indique des chiffres sem-

blables aux nôtres : 15 à 20 μ, et ne dépassant jamais 40 μ. Aussi ce savant admet comme possible l'existence de deux espèces distinctes ; mais il a été retenu par cette considération que chez les Protozoaires, une différence de taille, même considérable, n'est pas nécessairement accompagnée d'une différence spécifique et il a ajouté qu'au surplus la structure interne n'avait pas fait l'objet de remarques spéciales de la part de Kuster.

Il est bien certain que l'espèce figurée par Jollos est identique à celle qui vient d'être examinée longuement, par ses dimensions et aussi par ses principaux caractères cytologiques : si elle était reconnue plus tard comme différente du *G. fucorum*, on pourrait en toute justice la dédier au professeur Kuster.

Jollos, dans son mémoire, a surtout eu en vue la question de cytologie et sur plusieurs points en ce qui concerne la structure du noyau, nos observations concordent à peu près à condition de savoir interpréter sa description qui est la suivante : « Der Kern besteht aus einen feinen Wabenwerk das aber nur selten gleichformig escheint. Fur gewohnlich sieht man eine grossere Anzahl von Kornern chromatischer Substanz in ziemlich regelmassiger Anordnung eingelagert », *loc. cit.*, p. 184.

L'auteur ajoute que ces grains se colorent d'une façon si intensive que les mailles du réseau nucléaire sont fréquemment difficiles à voir.

Au centre du noyau ou sur le côté se trouve un nucléole qui renferme en son centre un fin corpuscule qui est le centriole ; celui-ci joue un rôle dans la formation des flagelles, mais il est très rarement visible à la période de repos des cellules.

Nous retiendrons de cette description que les grains chromatiques ne sont autre chose que les chromomères ; nous savons comment ils se comportent au moment de la division nucléaire en s'orientant en chaînettes parallèles ; quant au centriole que nous n'avons pas vu, son existence devra

être confirmée dans ce cas particulier, ainsi que le rôle qui lui est attribué en se fondant sur les idées de SCHAUDINN.

JOLLOS a rencontré dans ses cultures, fin novembre 1909 de nombreuses petites zoospores qui, d'après lui, feraient partie du cycle de développement du Péridinien et il se demande même s'il s'agit de gamètes. Pour nous, la question ne se pose pas ; ces zoospores sont simplement de petits Flagellés appartenant au genre *Bodo* ; le mode de division du noyau suffirait à lui seul pour écarter ces petits Flagellés du groupe des Péridiniens.

B. — ESPÈCES A NUTRITION ANIMALE.

Ce groupe offre un intérêt tout particulier, car par son mode de nutrition il se relie incontestablement par la base aux Rhizopodes amœbiens, alors que les autres espèces, du moins celles qui possèdent la nutrition holophytique, ont évolué dans la direction végétale.

Les espèces à nutrition animale constatée sont d'ailleurs peu nombreuses ; abstraction faite des *Polykrikos*, les mieux connues sont les *Gymnodinium Vorticella*, *hyalinum edax*, *Oxyrrhis marina* et *Dinamoebidium* dont une espèce possède des vacuoles alimentaires.

La description la plus complète qui ait été faite de ce mode de nutrition est sans doute celle que nous avons donnée en 1892, chez le *Gymnodinium Vorticella*.

A cette époque, l'importance de l'étude du noyau dans la délimitation des affinités parmi les organismes inférieurs était encore méconnue ; nos observations sur les Chlamydomonadinées et les Eugléniens devaient nous conduire à porter notre attention du côté des Péridiniens.

La rédaction du manuscrit était presque achevée ; la publication en fut retardée jusqu'à ce moment par l'existence de lacunes importantes et certaines difficultés d'interprétation que nous aurions voulu résoudre ; puis des recher-

ches d'un autre ordre nous entraînèrent dans une direction différente.

Il a fallu la rencontre, en culture abondante du *Gymnodinium fucorum* qui vient d'être étudié, pour nous amener à reprendre et à compléter des observations anciennes, en profitant de notions nouvelles introduites assez récemment dans la science.

Dans le groupe des espèces à nutrition animale, deux espèces vont être étudiées avec quelques détails ; ce sont l'*Oxyrrhis marina* et le *Gymnodinium hyalinum* ; en fin de chapitre, on rappellera succinctement quelques caractères du *Gymnodinium Vorticella*.

1° ***Oxyrrhis marina*** Dujardin.

Le genre *Oxyrrhis* a été placé par G. Senn dans les *Bodonaceae* à la suite des genres *Phyllomitus* et *Rhynchomonas*. Ce rapprochement s'explique du point de vue morphologique, mais il reste discutable, tant que nous ne connaîtrons pas mieux l'organisation et la structure des genres compris dans cette petite famille et qui sont, d'après Lemmermann (1) : *Dinomonas*, *Bodo*, *Prowazekella*, *Phyllomitus*, *Colponema*, *Pleuromonas*, *Rhynchomonas*.

Dans des mémoires précédents, nous avons montré par l'exemple des Chlamydomonadinées et des Eugléniens que la connaissance du mode de division du noyau dans les genres et les espèces d'une même famille avait une importance capitale en phylogénie et permettait souvent de reconnaître les différentes lignées évolutives. Ces idées ont été développées en détail dans un gros mémoire intitulé : Recherches sur le développement et la structure des organismes inférieurs. *Le Botaniste*, 11e série, 1910.

Dans ce dernier travail, la division nucléaire a été décrite

(1) Lemmermann, Protomastiginae (*Die Susswasserflora Deutschland*, 1914, p. 97).

chez trois espèces de *Bodo* : *B. caudatus*, *B. ovatus* et *B. edax* ; or cette division est du type de l'*Amaeba limax* (*loc. cit.*, p. 127).

D'autre part, on a décrit la division du noyau chez d'assez nombreux Péridiniens ; elle n'a aucun caractère la rapprochant de celle des *Bodo*, mais elle est assez semblable à celle du noyau de l'*Oxyrrhis marina* ; il est donc assez naturel de penser que cette espèce constitue un des chaînons qui relie les Péridiniens aux Flagellés ordinaires.

Butschli a été l'un des premiers à reconnaître ces affinités et après quelques considérations sur le noyau des Cilioflagellés, il entrevoit la possibilité de rapprocher l'*Oxyrrhis* de l'*Hemidinium* par exemple qui est un Péridinien typique.

La morphologie générale du corps est des plus intéressantes ; elle a été fixée de façon satisfaisante par Keysselitz (1908), par Senn (1911) et plus récemment par R. P. Hall (1925) ; les divergences qui se manifestent dans les descriptions sont sans réelle importance, car il faut tenir compte des déformations du corps entraînées par l'ingestion des aliments.

La grosseur varie considérablement et se trouve comprise entre 10 µ (Keysselitz) et 50 µ (Dujardin). Dans ses cultures, R. P. Hall a noté une longueur allant de 25 à 35 µ, avec minimum de 12 µ et maximum de 45 µ ; la largeur va de 8 µ à 26 µ. Nos mensurations ont fourni pour des individus vigoureux une longueur de 30 à 50 µ sur une largeur de 20 à 25 µ.

La forme générale est celle d'un œuf dont aurait cassé la pointe ; en réalité le corps est légèrement aplati et présente une face dorsale et une face ventrale, un côté droit et un côté gauche (Pl. III, Fig. 1-7).

La partie antérieure du corps, pendant le mouvement, celle qui correspond à l'épicone ou épithèque est arrondie ; la partie postérieure qui correspond à l'hypocone ou hypothèque est plus étroite et se continue sur la face dorsale par le rostre ; celui-ci se prolonge en une sorte de croissant plus

ou moins concave ou d'éperon. Ce prolongement était beaucoup plus accentué dans les individus récoltés dans les marais salants des Sables d'Olonne (Pl. III, Fig. 6-7) que dans ceux en provenance de Roscoff dans lesquels il ne faisait guère que limiter la chambre postérieure sans la dépasser sensiblement (Pl. III, Fig. 1-5).

Cette chambre est une cavité qui s'étend en profondeur du côté opposé au rostre et sert d'antichambre pour l'entrée et la sortie des aliments ; le fond de cette cavité descend jusqu'au tiers ou à la moitié de la longueur du corps.

Outre le rostre, dont il a été question, la ligne de bordure de la grande chambre postérieure, présente assez fréquemment des courbures ou des inflexions plus ou moins accusées et qui peuvent manquer.

Nous avons aperçu sur les individus des Sables une sorte de mamelon parfois lobé situé à la base du rostre et qui forme protubérance dans la cavité (Pl. III, Fig. 6).

Cet organe déjà signalé par les précédents observateurs et interprété tantôt comme une vacuole, tantôt comme un détail de structure interne est désigné par Hall sous le nom de « tentacular lobe » ; il serait homologue, d'après Kofoid et Swezy (1921) aux tentacules d'autres Péridiniens ; d'après ces derniers savants, vu ses différences de longueur, il serait même contractile ; mais Hall n'a pu confirmer l'existence de ces prétendues contractions ; les différences dans les dimensions seraient dues plutôt à la croissance qu'à un phénomène de contraction ou d'extension. En réalité, nous ne connaissons rien sur le rôle de ce lobe dit tentaculaire ; nous ignorons même si sa présence est constante. Dans les cas fréquents où il existe, cet organe doit posséder le pouvoir d'extension et de contraction qui appartient aux parois de la chambre vestibulaire, en relation avec l'entrée et la sortie des aliments.

On n'est pas d'accord sur la présence (Cohn, Saville Kent) ou l'absence (Blochmann, Senn, Hall) d'une vacuole contractile chez l'*Oxyrrhis marina* ; de nouvelles re-

cherches sur ce point sont donc nécessaires ; nous dirons toutefois que l'existence de cette vacuole est notée sur nos anciens dessins, sans indication particulière.

Les mouvements chez l'*Oxyrrhis marina* sont extrêmement vifs ; le corps progresse avec rapidité, en même temps qu'il manifeste une rotation rapide sur lui-même. L'orientation pendant la marche montre que des deux flagelles, le plus long est traîné à l'arrière alors que le second s'agite transversalement ; c'est probablement ce dernier qui provoque la rotation et entraîne les particules nutritives dans le vestibule.

Ces particules nutritives, dans nos premières observations, étaient toujours des Algues ; mais celles-ci peuvent appartenir à des espèces différentes.

Ainsi, dans les marais salants des Sables d'Olonne, la nourriture de l'*Oxyrrhis* consistait en une petite algue verte voisine des Chlorelles, n'ayant que 3 à 5 μ de diamètre ; le nombre de ces cellules vertes ingérées n'était jamais très élevé (Pl. III, Fig. 5) et ne dépassait que rarement la demi-douzaine ; on les trouvait isolées et dispersées, dans la partie arrière du corps touchant au fond du vestibule ; elles sont d'ordinaire digérées isolément et transformées en petites pelotes rougeâtres (Pl. III, Fig. 6-7) qui sont expulsées successivement ; plus rarement, elles sont réunies dans une large vacuole digestive (Pl. III, Fig. 8).

L'ingestion et la sortie des aliments ont lieu au fond du vestibule dont le cytoplasme est contractile.

Alors même que l'*Oxyrrhis* possède des Chlorelles à sa disposition, il ne dédaigne pas de chercher à utiliser d'autres organismes plus gros ; mais ses tentatives ne sont pas toujours couronnées de succès, ainsi que nous avons pu le constater sur place.

Ayant rencontré un individu qui renfermait une grosse sphère jaune ingérée, nous le mettons en observation. La cellule ingérée avait un diamètre de 12 μ environ ; il s'agissait de l'*Hymenomonas roseola* que nous connaissions bien

et qui est une Coccolithinées assez commune ; d'après ses dimensions, on se figure aisément l'effort considérable nécessité par l'ingestion d'un tel organisme et aussi les déformations et modifications considérables subies par tout l'arrière du corps ; il eût été intéressant de pouvoir les suivre.

Nous avons du moins assisté à l'expulsion de cette grosse sphère qui avait victorieusement résisté jusqu'ici à l'action des sucs digestifs, car ses deux chromatophores étaient encore intacts (Pl. III, Fig. 13-15) ; d'ailleurs la coque avec ses plaques calcaires semble devoir offrir un obstacle sérieux à l'utilisation de cette Chrysomonadinée par l'*Oxyrrhis*.

Quoi qu'il en soit, l'*Hymenomonas*, au début de l'observation se trouvait confortablement installé à l'arrière dans le cytoplasme du Péridinien ; à côté et latéralement, on apercevait deux petites algues vertes chlorelloïdes ; leur couleur verte était conservée, alors que deux autres étaient réduites à deux pelotes nutritives rougeâtres (Pl. III, Fig. 13).

Brusquement l'*Oxyrrhis* se contracte et réussit à repousser la grosse sphère au contact de sa surface du côté où il ne subsistait qu'un simple repli ; c'est de là qu'elle est expulsée laissant dans cette partie du corps une concavité qui s'organise en une nouvelle chambre vestibulaire (Pl. III, Fig. 13-15) ; les deux flagelles qui avaient disparu deviennent à nouveau visibles au bout de dix minutes et l'*Oxyrrhis* abandonne l'état de repos, reprend son activité et son mouvement vif de rotation (Pl. III, Fig. 15-18).

On remarquera que le Péridinien ne s'est débarrassé, au cours de cette opération que des deux pelotes rougeâtres, résidus de la digestion qui ont dû être expulsées en même temps que la grosse sphère ; les deux petites algues vertes ont été conservées ; nous les retrouvons à la base du rostre (Pl. III, Fig. 16-18).

De nombreuses petites algues chlorelloïdes semblables existent au bord de la mer ; on les rencontre souvent en très grande abondance dans les anfractuosités des rochers là où, du fait des pluies, l'eau est plus ou moins saumâtre.

Nous ignorons si toutes peuvent être utilisées par l'*Oxyrrhis* pour sa nutrition ; notre attention s'est surtout portée sur une espèce dont la présence était presque constante dans le corps du Péridinien et qui est voisine sinon identique à l'*Oocystis submarina* Wille (Pl. III, Fig. 26) ; parfois elle était seule mais parfois d'autres espèces l'accompagnaient ou la remplaçaient.

Dans certaines récoltes, à Roscoff, l'*Oxyrrhis* se nourrissait presque exclusivement de *Brachiomonas* soit à l'état de zoospores venant de sortir du sporange ou encore de gamètes (Pl. III, Fig. 24-26).

Les zoospores incluses dans le sporange sont ampulliformes et de grosseur très variable ; elles s'échappent avec une longue queue incolore (Pl. III, Fig. 12, *b*) ; la paroi est encore mince, ce qui explique sans doute la préférence marquée du Péridinien pour cette algue dont les dimensions devraient cependant l'effrayer ; la largeur n'est guère inférieure en effet à celle de l'*Hymenomonas* et la longueur atteint 20 µ ou davantage.

Dans ces conditions, la pénétration de la zoospore suit en sens inverse le chemin que nous avons vu emprunter lors de l'expulsion de l'*Hymenomonas* (Pl. III, Fig. 19-21).

L'*Oxyrrhis* ne se contente pas toujours d'une seule proie, fût-elle de la dimension de ces *Brachiomonas* (Pl. III, Fig. 10). On ne reconnaît facilement cette algue que si elle a ses ailes ; pour les grosses zoospores, il serait facile de les confondre avec des *Chlamydomonas* ou des genres voisins, si l'on n'y prenait garde et si on ne les avait observées d'abord dans les sporanges.

Il est d'ailleurs vraisemblable que ces dernières algues prennent aussi part à la nutrition de l'*Oxyrrhis*, mais dans une mesure qui reste à déterminer : nous pouvons ajouter à cette liste une Diatomée curieuse le *Nitzschiella Closterium* Ehr. Cette Diatomée avalée au niveau du rostre, traverse le corps et ses deux extrémités effilées proéminent de chaque côté.

Ces quelques observations personnelles relatives à la nutrition de l'*Oxyrrhis marina* pourront trouver leur place à côté de celles qui ont été faites par différents auteurs tels que Kent, Blochmann, Keysselitz, Senn, R. Hall ; il reste encore beaucoup de points à élucider, même en ce qui concerne le choix des aliments.

Du point de vue physiologique, ces exemples, s'ils étaient encore mieux connus, donneraient lieu à certaines remarques que nous avons déjà faites à propos d'une Vampyrelle ; la nécessité d'aller à la recherche de l'aliment, la possibilité de faire une sélection dans les particules nutritives, d'expulser celles qui sont devenues inutilisables ou qui ont été ingérées sous une apparence trompeuse, de reconnaître l'état de digestion plus ou moins avancé des pelotes nutritives pour s'en débarrasser au moment voulu ; tout cet ensemble d'adaptation constitue un mécanisme merveilleux d'adaptation très répandu dans le domaine des infiniment petits : ce mécanisme fonctionne en donnant l'illusion qu'il est dirigé de façon voulue et intelligente.

A cet égard, il n'est pas indifférent de constater les différences qui s'accusent dans un même groupe, comme celui des Péridiniens, selon que les espèces possèdent une nutrition animale ou une nutrition holophytique ; un *Peridinium cinctum*, avec ses chromatophores, paraît moins bien doué et moins intelligent que l'*Oxyrrhis marina*, bien qu'il occupe un rang plus élevé en systématique ; l'évolution différente de l'animal et de la plante a été fonction de leur mode de nutrition.

Le système locomoteur a joué naturellement un grand rôle dans la nutrition des Protozoaires et des Protistes ; sa différenciation si l'on en croyait quelques-uns des travaux les plus récents, atteindrait un degré de complication vraiment extraordinaire ; le mémoire de Hall sur l'*Oxyrrhis* va nous permettre d'en juger et aussi d'en discuter avant même d'exposer nos observations personnelles.

Le *système locomoteur.* — On sait que l'*Oxyrrhis marina* possède comme les autres Péridiniens deux flagelles de longueur inégale ; le plus long, celui qui est traîné à l'arrière pendant le mouvement s'étend sur 40 μ environ ; l'autre qui correspond à celui du sillon des Péridiniens ordinaires, est le flagelle transverse ; celui-ci est souvent plus ou moins contourné avec un ou deux enroulements dans les fixations à l'acide osmique ce qui empêche de mesurer dans ce cas sa longueur exacte. Voici quelques chiffres pris au hasard sur des individus d'une préparation : Flagelle longitudinal 60 μ, Flagelle transverse 45 μ ; Fl. l. 45 μ, Fl. tr. 30 μ ; Fl. l. 45 μ, Fl. tr. 35 μ. Ces différences entre la longueur des deux flagelles conformes à celles constatées par Hall qui admet que le flagelle longitudinal est 1,5 à 2 fois aussi long que le corps alors que le flagelle transverse est seulement un peu plus long que le corps.

On est loin d'être fixé sur la structure exacte des deux flagelles ; pour Keysselitz les deux flagelles sont semblables ; ils apparaissent aplatis, formés d'une gaîne cytoplasmique entourant un filament axial ; vers le sommet, la gaîne disparaît au fur et à mesure que le flagelle s'amincit en aiguille. Senn a vu aussi le filament axial, mais il n'a pu se rendre compte s'il était axial ou simplement latéral. Hall n'a pas réussi à voir avec certitude une différence cytologique dans la structure des deux flagelles. Nos observations anciennes n'étaient pas plus précises ; elles apportaient cependant un détail nouveau ; dans une coloration vitale au bleu de crésyl, nous avions remarqué une file unique de granulations bleues s'étendant le long du flagelle ; leur signification reste inconnue et leur présence n'est sans doute que purement accidentelle.

La description de l'appareil locomoteur est faite par Hall sous le titre d'appareil neuromoteur ; citons-la intégralement : « The neuromotor systeme (Fig. F) of *Oxyrrhis* consists of two flagella which end in blepharoplasts just beneath the ectoplasm at the base of the tentacular lobe, two

rhizoplasts extending from the blepharoplasts to an extranuclear centrosome and there is some evidence that an intranuclear rhizoplast (Pl. 27, Fig. 7, 9 ; Pl. 28, Fig. 12) connects the centrosome with the endosome. It has been possible to detect only one rhizoplast, even in the early metaphase stages in which this structure has been observed ; whether the rhizoplast divides or not could not be determined. At the beginning of binary fission, a paradesmose appears as a fine thread drawn out between the two daughter centrosomes after their division », *loc. cit.*, p. 289.

On ne saurait accepter que sous réserves sérieuses quelques-uns des résultats concernant le système neuromoteur de l'*Oxyrrhis* ; quelques-uns visiblement auraient besoin d'être vérifiés ; il en est ainsi par exemple de l'existence du rhizoplaste intranucléaire et de sa connection avec l'endomose. Ici une certaine indécision se manifeste d'ailleurs par l'expression « there is some evidence ».

D'ailleurs, lorsqu'il en vient à une définition générale du système neuromoteur, en ce qui concerne les Flagelles, notre savant évite d'y introduire les complications qu'il a cru découvrir dans l'*Oxyrrhis*.

Selon Hall, le système neuromoteur d'un flagellé typique consiste essentiellement en un ou plusieurs flagelles dont chacun s'insère sur un blépharoplaste : un rhizoplaste unit ce blépharoplaste à un centrosome extranucléaire, *loc. cit.*, p. 303. Voici d'ailleurs le passage en question : The neuromotor système of a typical flagellate consists essentially in one or more flagella, each ending in a blepharoplast and a rhizoplast connecting each blepharoplast with the extranuclear centrosome.

Il est assez curieux de comparer cette définition donnée en 1925 avec notre description de 1900 relative au même appareil locomoteur (1) :

(1) P.-A. Dangeard, Etude comparative de la zoospore et du spermatozoïde (*Le Botaniste*, VII, 1900, *loc. cit.*, p. 270-271).

« Il résulte de nos récentes observations sur le *Polytoma uvella* que les zoospores et les gamètes de cette espèce possèdent un appareil locomoteur beaucoup plus complexe qu'on ne l'avait supposé ; il comprend (Fig. 1, A, B, C, D, E, F) :

1° Deux flagellums placés à la partie antérieure du corps ;

2° Un nodule d'insertion des flagellums ou blépharoplaste (Fig. 1, B, *b*) ; le blépharoplaste provient d'un épaississement de l'ectoplasme : il est légèrement chromatique ;

3° Un filet également sensible aux réactifs colorants, pour lequel nous proposons le nom de rhizoplaste (Fig. 1, B, *r*) : le rhizoplaste peut quelquefois être suivi jusqu'au noyau ; on constate alors au point de contact avec la membrane nucléaire un petit nodule pour lequel nous proposons le nom de condyle (Fig. 1, B, *c*), *loc. cit.*, p. 270-271. »

Les deux conceptions du système locomoteur des Flagellés, celle d'aujourd'hui et la nôtre datant cependant de près de quarante années se ressemblent : elles s'appliquent aux mêmes éléments : le nom de *rhizoplaste* a surnagé ; celui de *condyle* qui n'impliquait aucun rôle connu a été remplacé d'ordinaire par celui de centrosome qui suppose un rôle actif dans la mitose.

On doit faire remarquer toutefois que ce rôle de centrosome qui avait d'abord été attribué au blépharoplaste, n'est peut-être pas entièrement justifié pour le condyle et qu'il aurait été peut-être préférable de lui conserver son nom primitif. En effet, sans entrer ici dans le détail, nous nous contenterons de signaler qu'il existe un autre élément connu sous le nom de centriole qui est logé parfois à l'intérieur du noyau et paraît se rapprocher davantage du centrosome par son comportement pendant la division nucléaire, si nous en croyons certaines observations personnelles faites sur l'*Himantidium* (1) et dont il sera question plus loin.

(1) *Le Botaniste*, XXVII, 1936, p. 357.

Mais il nous est impossible de nous étendre davantage ici sur ce point de vue qui comporterait de trop nombreux développements et sur les éléments désignés sous le nom d'appareil de Golgi, parabasal, dictyosomes, etc. : on est d'ailleurs loin d'être d'accord à leur sujet, qu'il s'agisse des Flagellés, des Eponges ou encore des Métazoaires.

On consultera avec profit sur ces questions les travaux de Dubosq et de Grassé en France, de Grassi, Janicki, Gatenby à l'étranger.

Contentons-nous d'emprunter à un Mémoire très récent de Dubosq (1937) un passage qui tend à faire admettre que parabasal et appareil de Golgi sont une même chose, tout au moins chez les Eponges :

« L'appareil de Golgi nous apparaît dans les très jeunes ovocytes, aussi bien que dans les gonocytes, comme un dictyosome unique accolé au noyau. Il est en forme de lentille plan convexe en contact avec le noyau, tantôt par sa substance chromophobe, tantôt par sa substance chromophile. Il ne tarde pas à se multiplier : on trouve vite deux ou trois dictyosomes accolés au noyau. Avec l'accroissement, ces dictyosomes continuent d'augmenter de nombre et tombent dans le cytoplasme où ils semblent se désagréger et se transformer en vitellus golgien... » (1) Nous sommes donc, ajoutent Dubosq et O. Tuzet, de plus en plus convaincus que parabasal et appareil de Golgi sont une même chose.

En résumé, il nous paraît qu'il est toujours bon de prendre comme point de départ de l'appareil locomoteur chez les Flagellés le schéma établi par nous dès 1900, d'y joindre lorsqu'il y a lieu les autres éléments que les techniques actuelles permettent de déceler, tel le centriole, en accordant une particulière attention au rôle de ces éléments dans le mouvement et dans la division nucléaire.

On doit se demander en outre quels sont dans le système

(1) O. Dubosq et O. Tuzet, L'ovogénèse, la fécondation et les premiers stades du développement des Eponges calcaires (*Arch. de Zoologie expérimentale et générale*, t. 79, août 1937).

neuromoteur les parties qui doivent être considérées comme permanentes et celles qui sont d'existence transitoire. Nos anciennes observations qui ont porté sur de nombreux genres et espèces diverses appartenant surtout aux Chlamydomonadinées et aux Eugléniens, tendaient à faire admettre que ces éléments naissent de *novo*, et ne sont pas nécessairement de même durée : des vérifications faites avec les méthodes actuelles usitées en cytologie, devraient permettre d'être renseigné dans chaque cas particulier.

Ce qui nous paraît toutefois absolument hors de doute, c'est l'origine de *novo* de flagelles eux-mêmes dans de nombreux cas, ce qui n'exclut pas l'existence d'un dédoublement comme nous le verrons plus loin.

Bornons-nous à rappeler deux observations dont l'une très ancienne puisqu'elle remonte à plus de quarante ans (1): celle-ci nous avait été fournie par une espèce nouvelle du genre *Ciliophrys*, *C. marina*. Dans ce genre très spécial, l'organisme vit et se développe aussi bien sous la forme rhizopode que sous la forme flagellée. Rien n'est plus curieux que d'assister à la transformation en Monade de ce Rhizopode : « elle se produit si brusquement que l'observateur reste tout étonné d'une pareille métamorphose : en un point qui sera la partie antérieure de la Monade, pousse rapidement un long flagellum : les pseudopodes se raccourcissent en s'épaississant et en même temps que le contour se nivelle, souvent même avant, la Monade part d'un mouvement assez vif et le flagellum dirigé en avant ».

Dans la seconde observation, plus récente et plus complète, il s'agissait d'une Polyblepharidée, le *Stephanoptera Fabreae* en voie de bipartition ; les deux flagelles se distribuent à chaque nouvel individu qui forme de *novo* son second flagelle de la façon suivante : (2) C'est à l'anaphase

(1) P.-A. Dangeard, Mémoire sur quelques maladies des Algues et des Animaux (*Le Botaniste*, 2, 1890-1891, p. 234, Pl. XVI).

(2) P.-A. Dangeard, Recherches sur quelques Algues nouvelles ou peu connues (*Le Botaniste*, 12, 1902, p. 1).

que le second flagellum fait son apparition dans chaque moitié ; il ne résulte pas d'une bipartition du flagellum ancien : il pousse lentement à la surface du corps, à la façon d'un fin pseudopode : pendant cette formation, il s'agite continuellement en s'enroulant autour d'un axe imaginaire : ce mouvement des deux flagellums nouveaux fait contraste avec la rigidité des deux flagellums, d'origine ancienne qui assurent la fixation du corps », *loc. cit.*, p. V.

Si, incontestablement, les flagelles se transmettent souvent d'une génération à l'autre non par bipartition, mais par le concours du cytoplasme, on ne saurait guère se prononcer actuellement en ce qui concerne les autres parties de l'appareil locomoteur ; personnellement, nous nous sommes refusé dès le début à assimiler le blépharoplaste à un centrosome et nous n'avions aucune idée du rôle du condyle que l'on désigne couramment maintenant sous le nom de centrosome extranucléaire.

Ce n'est qu'après avoir étudié récemment la division nucléaire chez une Diatomée, l'*Himantidium pectinale*, que nous nous sommes intéressé à l'existence d'un centrosome intranucléaire et au rôle qu'il paraît jouer dans l'orientation de la division nucléaire. Depuis, il nous a été donné de constater que le nucléole d'une Euglène qui est probablement l'*E. polymorpha* avait aussi en son centre un centriole correspondant sans doute à un centrosome ; mais son rôle, au cours de la division n'a pu être établi jusqu'ici.

Dans le mode de division désigné par nous sous le nom d'*haplomitose*, le nucléole ayant ou non un centriole forme l'axe de division nucléaire, entraînant avec lui en vue d'une bipartition, la masse des chromosomes ou des chromomères : mais de nombreux détails restent à compléter, non seulement en ce qui concerne les nucléoles et leur rôle, mais aussi le comportement des chromomères et leur répartition.

Sans vouloir insister davantage ici, nous allons examiner, en utilisant les recherches de Hall, le mode de division du

noyau et sa structure chez l'*Oxyrrhis marina*, avant d'exposer nos recherches les plus récentes sur ce sujet.

1° *Le nucléome.* — Le *noyau* doit être étudié à l'état de repos et au stade de division ; le mémoire de Hall avec les belles planches qui l'accompagnent peut servir de guide ; mais l'interprétation comme nous le verrons est parfois très discutable.

Le noyau quiescent occupe le milieu du corps ; son diamètre, quand il est sphérique atteint 8 à 10 μ ; il renferme sous une mince membrane une grande quantité de petits granules de chromatine pressés les uns contre les autres ; au centre ou sur l'un des côtés, en un point quelconque, se trouve un petit nucléole.

Keysselitz désigne ce nucléole sous le nom de *caryosome* ; sa couche périphérique est très chromatique ; le centre est occupé par un point sombre qui est le *centriole.*

Dans la division, le caryosome montre les premiers changements ; les deux moitiés du centriole s'éloignent l'une de l'autre emportant avec elles la partie correspondante du caryosome ; le nucléoplasme lui-même avec ses nombreux granules chromatiques s'est scindé en deux masses qui accompagnent chaque nouveau caryosome ; au lieu d'un seul caryosome, il en existe parfois deux.

Keysselitz compare ce mode de division à celui qui venait d'être décrit par Keuten chez les Eugléniens. S'il avait eu connaissance de notre mémoire sur cette famille, il aurait sans doute modifié quelque peu ses conclusions.

Keysselitz et Hall parlent tous les deux de membrane nucléaire ; en réalité, celle-ci est réduite à une simple pellicule limitante sous laquelle sont renfermés de nombreux corpuscules chromatiques : ce sont de petites sphérules ayant 1 μ de diamètre, pressées les unes contre les autres et qui sont des chromomères ; dans le noyau à l'état de repos, leur orientation est peu marquée. Cependant Hall a pu se rendre compte qu'ils étaient unis en chaînettes dont cha-

cune constituerait un chromosome ; mais la grosse difficulté est de délimiter ces chromosomes à leurs deux extrémités et c'est la raison pour laquelle chez les Eugléniens, nous avons parlé autrefois de chromospires ; mais nous allons plus loin que Hall en admettant que les chaînettes sont réunies en un peloton ou spirème dont les plis et les replis ne s'écartent qu'au moment de la division.

Le milieu du noyau est occupé par un gros corpuscule chromatique que Keysselitz considère comme un *caryosome* et dont le centre est occupé par un point sombre ou *centriole*; Hall n'a pas réussi à observer le centriole ; pour lui, le gros corpuscule chromatique intranucléaire est simplement un *endosome* à structure homogène.

Nous serions assez disposé à adopter l'opinion de Keysselitz qui se montre bon observateur et incapable de décrire avec les détails qu'il donne, un appareil inexistant.

Nous avons vu, en effet, dans une Diatomée, l'*Himantidium*, un cas typique à cet égard (1) ; le nucléole nous avait paru d'abord homogène ; nous nous sommes aperçu un peu plus tard qu'il renfermait un centriole qui se comportait tout à fait normalement au cours de la division (Pl. XV, Fig. 8-23) ; on pourrait même envisager pour les Diatomées, groupe qui se termine en cul-de-sac comme les Eugléniens et les Péridiniens, un type spécial d'haplomitose, page 362, *loc. cit.*

D'autre part, nous avons décrit autrefois le nucléole des Eugléniens comme étant homogène, alors qu'en réalité, nous avons eu l'occasion depuis d'observer dans le nucléole de l'*Euglena proxima* un centriole véritable dont il y aura lieu d'envisager le comportement et le rôle pendant l'haplomitose.

Il ressort de ce court exposé de la structure du noyau à l'état de repos que l'individualité des chromomères s'y

(1) P.-A. Dangeard, Mémoire sur une Diatomée filamenteuse : *Himantidium pectinale* (*Le Botaniste*, XXVII, p. 333-338, Pl. XV-XVII).

trouve conservée ; on ne peut guère différer d'opinion que sur leur mode d'agencement ; alors que nous avons de fortes raisons de croire à l'existence d'un spirème ou d'un cordon peu fragmenté, Hall parle d'un assemblage en chaînettes qui correspondraient à des chromosomes.

Ces deux opinions sont destinées à s'affronter ; elles correspondent à des conceptions différentes des phénomènes de mitose non seulement chez les Péridiniens, mais aussi chez les Eugléniens et groupes voisins : pour les uns, la division nucléaire est une simple haplomitose, telle que nous l'avons envisagée autrefois ; pour les autres, malgré des invraisemblances manifestes, il y aurait dédoublement longitudinal des chromosomes, avec un transport ultérieur de chaque moitié à des pôles différents.

Les belles planches de Hall relatives à la division du noyau de l'*Oxyrrhis* peuvent être utilisées dans la discussion entre partisans et adversaires de l'*haplomitose* ; elles sont remarquablement exécutées et si l'on fait abstraction de l'appareil neuromoteur, chacun y trouvera des arguments en faveur de ses idées, ou des objections à faire disparaître ; examinons de près ce qu'il en est réellement.

Constatons tout d'abord que Hall n'a pas été sans éprouver de sérieuses difficultés en voulant faire entrer, suivant sa conception, les différents stades de la division dans le schéma : *prophase*, *métaphase*, *anaphase* ; il reconnaît lui-même que :

« The designation of different stages in the mitosis of *Oxyrrhis* must necessarily be somewhat arbitrary » *loc. cit.*, p. 297 ; mais puisqu'il a cru bon d'en faire état, nous le suivrons dans l'ordre qu'il a cru devoir adopter.

Tout d'abord, il s'agit de la *prophase*. L'interprétation du début de la prophase se heurte à une première difficulté qui est sérieuse.

Hall considère que la prophase débute par la division d'un centrosome extranucléaire qu'il figure et dont les deux moitiés en s'éloignant continuent d'être réunies par un filet

chromatique ou paradesmose : or, KEYSSELITZ (1908) a constaté que la mitose débute par la division du centriole contenu dans le caryosome et ses figures sont démonstratives : son contradicteur émet alors l'hypothèse qu'il est possible que KEYSSELITZ ait pris le centrosome extranucléaire pour un centriole. Une autre divergence se manifeste à propos de l'endosome que DUNKERLEY, dans son travail rencontre en double dès le début de la prophase, alors qu'à l'anaphase ils apparaissent reliés par un cordon central.

Toutes ces contradictions disparaîtraient et n'auraient même pas existé si l'on avait accordé plus d'attention à nos observations sur l'haplomitose des Eugléniens et le rôle joué par le nucléole ; nos recherches actuelles sur plusieurs espèces de Péridiniens montrent également que le nucléole est un élément actif qu'il soit intranucléaire comme chez les Eugléniens ou parfois situé en surface du noyau.

HALL représente au début de la prophase les chromosomes disposés autour de l'endosome central, et prenant fréquemment une disposition radiale.

La *métaphase* est marquée par un allongement du noyau suivant l'axe du corps ; c'est à ce moment, d'après HALL, que se produit le dédoublement des chromosomes qui peut débuter dès la fin de la prophase ; la séparation commence à l'une des extrémités pour s'étendre jusqu'à l'autre ; les deux moitiés s'écartent l'une de l'autre, émigrent à deux pôles différents donnant ainsi une plaque équatoriale semblable à celle du noyau des *Ceratium* et des *Noctiluca*. On doit noter que, dans cette plaque équatoriale, les chromosomes sont disposés en rangées parallèles suivant le grand axe du corps.

Dans la dernière partie de la métaphase, l'endosome s'allonge ; HALL note que : « in one case, abnormal constriction of the endosome, probably caused by the marked constriction of the nucleus, was observed » *loc. cit.*, p. 300.

La numération des chromosomes au stade de la plaque équatoriale a donné les chiffres 17, 18, 19 et 20, ce qui indiquerait un nombre total d'environ 40 chromosomes.

L'*anaphase* montre les deux centrosomes fils avec chacun une paire de flagelles, le paradesmose étant présent ; les chromosomes destinés à chaque pôle sont séparés en deux moitiés qui vont s'éloigner l'une de l'autre, alors que l'endosome s'allonge davantage ; celui-ci subit une division donnant deux endosomes ; autour de chacun d'eux convergent les chromosomes fils et deux nouveaux noyaux s'éloignent l'un de l'autre.

A la *télophase*, l'endosome gagne le centre et les chromosomes abandonnant leur disposition en rangées plus ou moins parallèles, s'entrecroisent irrégulièrement ; nous sommes revenu au stade du noyau quiescent.

D'après cette description de Hall, la division du noyau de l'*Oxyrrhis* serait une *mitose syndinienne* ; elle comporterait des chromosomes se divisant longitudinalement et se disposant en une plaque équatoriale ; les moitiés de chaque chromosome après s'être séparées iraient se réunir à des pôles différents pour reconstituer les nouveaux noyaux.

L'objection fondamentale à l'existence de la mitose syndinienne chez l'*Oxyrrhis* est celle qui se pose pour tous les Péridiniens étudiés jusqu'ici et en particulier pour le *Ceratium hirundinella* ; il est impossible de comprendre, à notre avis, comment, dans un noyau à *éléments* très serrés, les chaînettes de chromomères pourraient se dédoubler en V dont les branches se trouveraient à des pôles différents, par suite de l'écartement des deux branches ; les différents aspects que l'on observe dans la mitose s'opposent à cette interprétation qui n'a d'autre raison d'être que le désir d'arriver à un schéma conforme à celui des mitoses ordinaires.

Les notions contenues dans ce mémoire viendront à l'appui de nos observations sur les Eugléniens, pour montrer qu'il existe, dans tout un ensemble d'organismes inférieurs un mode de répartition des chromomères beaucoup plus simple, celui que nous avons désigné sous le nom d'*haplomitose*.

Les nombreuses planches du mémoire de Hall qui repré-

sentent les stades successifs de la division nucléaire, sont loin d'être défavorables à notre conception de l'haplomitose; elles viennent plutôt, lorsqu'on les examine attentivement et en détail, confirmer l'impossibilité manifeste d'un retournement de chaque moitié de chaînettes, suivi d'un déplacement de chacune vers un pôle différent.

Les réserves que nous avons dû faire, dans les pages qui précèdent, sur les résultats obtenus par Hall, tant sur l'appareil neuromoteur de l'*Oxyrrhis marina* que sur la structure de son noyau en rapport avec la bipartition du corps ne s'appuient, pour la plupart, que sur des observations isolées, réalisées à différentes époques soit aux Sables d'Olonne, soit au Laboratoire maritime de Roscoff ; elles doivent être justifiées par une étude plus approfondie des faits restés en suspens.

Cette étude a été poursuivie pendant plusieurs mois, au cours de l'élaboration de ce Mémoire, grâce à une belle culture dont nous avons disposé à notre Laboratoire et qu'il a été possible d'entretenir en bon état jusqu'à ce moment.

Nous n'avons rien de bien spécial à dire en ce qui concerne la *morphologie générale* qui comporte comme on le sait une *face dorsale* avec un éperon plus ou moins développé, une *face ventrale* laissant apercevoir une chambre postérieure plus ou moins profonde au fond de laquelle s'insèrent les deux flagelles, et enfin un *côté droit* et un *côté gauche* qui limitent vers le bas par leur bord la chambre postérieure : l'un des bords est plus relevé que l'autre et entre les deux, il existe une sorte d'échancrure ou de sillon au fond de laquelle sont insérés les deux flagelles ; à cet endroit, on aperçoit souvent un élément pyriforme désigné sous le nom de lobé tentaculaire dont le rôle est inconnu : l'insertion des flagelles se trouve à la *base* de cet organe.

L'*Oxyrrhis marina* est sujet, comme on le sait, à de nombreuses déformations ; celles-ci sont pour la plupart en relation avec l'entrée des aliments et la sortie des *ingesta*.

Notre culture en a fourni un nouvel exemple qui s'ajoute à ceux que l'on connaît et qui montre la grande plasticité du corps, ainsi que le pouvoir digestif remarquable du cytoplasme.

Dans cette culture, la nutrition du Péridinien était presque exclusivement assurée par une Diatomée de forme effilée à ses deux extrémités et dont la longueur atteint ou même dépasse 55 μ ; cette longueur est supérieure à celle de beaucoup d'*Oxyrrhis*. N'empêche que ceux-ci s'attaquent bravement à la Diatomée ; celle-ci est ingérée, mais ses deux extrémités débordent à l'avant et à l'arrière du corps. Le Péridinien ne paraît en éprouver aucune gêne ; il digère le contenu de sa proie qui est constitué par une quantité variable de gouttes d'huile, deux chromatophores, un noyau nucléolé et deux grandes vacuoles. Il ne reste plus finalement que quelques traces de la membrane dont la constitution ne semble pas comprendre de silice ni d'ornements quelconques.

L'*appareil locomoteur* de l'*Oxyrrhis* va nous arrêter plus longtemps, non seulement parce qu'il nous a fourni l'occasion de résoudre un problème difficile d'ordre général auquel de nombreux savants s'étaient attaqués sans succès, mais aussi parce que nos observations sur le prétendu appareil neuromoteur de l'*Oxyrrhis* ne correspondent point à celles de Hall.

Le problème important dont il vient d'être question est celui du *mode de naissance* des flagelles à chaque bipartition du corps.

On en connaissait un que nous avons autrefois décrit chez le *Stephanoptera Fabreae*. Cette espèce possède deux flagelles insérés à l'avant du corps : elle se multiplie par une bipartition longitudinale du corps ; à chaque bipartition de l'algue, il se produit un pore très fin à la base et au voisinage immédiat de chaque flagelle : le cytoplasme filtre par ce pore en un filament qui s'allonge progressivement jusqu'à ce qu'il ait atteint la longueur d'un flagelle nor-

mal. Les deux individus frères provenant de la bipartition possèdent donc, en se séparant, un flagelle ancien et un flagelle nouveau (1).

Ce mode de naissance des flagelles peut donc être désigné sous le nom de naissance par *nouvelle formation et étirement*. Il se rattachait naturellement, d'après nos observations plus anciennes sur le *Ciliophrys marina*, à la transformation directe et rapide d'un pseudopode d'amibe en un filament de forme stade et devenu ainsi un flagelle d'organisme inférieur.

Au cours de l'évolution ce flagelle s'est vite dégagé de l'obligation de revenir au stade primitif de pseudopode : le cytoplasme homogène destiné au pseudopode, et contenu à l'intérieur du corps traverse au moment voulu la membrane par un ou plusieurs pores, donnant ainsi par filtration un ou plusieurs filaments qui constituent autant de flagelles. Ce phénomène est comparable à celui qui permet à l'araignée de tisser sa toile et au ver à soie de produire son fil. Mais tandis que dans ces derniers cas, la substance filtrée est inerte et se solidifie, il en est autrement du flagelle qui conserve les propriétés d'une substance vivante, celles du cytoplasme dont il provient. C'est ainsi que ces organes peuvent jouer chez les Protozoaires et les Protophytes le rôle si important d'appareil locomoteur.

Ce mode de naissance des flagelles par étirement ou filtration du cytoplasme se trouve donc placé dans la catégorie des faits bien établis : il n'est pas douteux qu'il existe non seulement dans les cas d'une simple bipartition du corps mais aussi chez les espèces qui se reproduisent à l'aide de sporanges et de gamétanges et d'une façon générale chez tous les organismes inférieurs qui perdent momentanément leur appareil locomoteur pendant les périodes de repos et d'enkystement.

(1) P.-A. Dangeard, *Recherches sur quelques algues nouvelles ou peu connues* (*Le Botaniste*, 12, 1902, p. 1).

On est fondé à penser que pendant cette disparition apparente du système locomoteur, il existe dans le corps des organismes au repos du cytoplasme différencié en vue de la fonction de locomotion, qui reste distinct du cytoplasme ordinaire et se transmet d'une génération à la suivante, tout prêt à entrer à nouveau dans le cycle actif du développement.

Mais un certain nombre de savants avaient envisagé la possibilité d'une multiplication des flagelles par une fission longitudinale du filament, sans en donner la preuve.

C'est cette preuve que nous apportons aujourd'hui pour ce qui est de l'*Oxyrrhis marina*.

Au cours de recherches effectuées sur la structure et le développement des Péridiniens, nous avions remarqué parfois qu'au moment où le noyau se prépare en vue d'une haplomitose normale, il y avait déjà deux flagelles d'égale longueur et parallèles entre eux depuis la base jusqu'au sommet : de plus leur diamètre avait augmenté sensiblement.

Cette disposition (Pl. IV, Fig. 14) ne semblait guère pouvoir concorder avec la naissance par filtration de l'un des flagelles ; aussi, nous avons multiplié nos observations et nous avons réussi à fournir la preuve que si, chez certaines espèces comme le *Stephanosphæra Fabreæ*, il est certain que les nouveaux flagelles naissent de *novo* par filtration du cytoplasme, il est non moins incontestable que chez l'*Oxyrrhis marina*, les flagelles se dédoublent sur toute leur longueur à chaque bipartition du corps.

Le phénomène débute de très bonne heure, alors qu'aucun étranglement du corps n'existe encore : le noyau lui-même est indivis : toutefois, son allongement en biscuit selon le grand axe et la tendance des chaînettes de chromomères à s'orienter suivant cet axe, indiquent l'approche de la division du noyau.

C'est à ce moment précis que le flagelle longitudinal qui jusqu'ici se montrait homogène laisse apercevoir en son centre un axe très fin et plus sombre que la gaine qui l'en-

toure : c'est par dissolution de cet axe qui s'élargit dans un plan diamétral, que le flagelle se dédouble (Pl. IV, Fig. 15, B).

Ce sont ces stades préliminaires qui expliquent les divergences de vue qui se sont manifestées entre les auteurs au sujet de la structure des flagelles et qui ont été résumées par Hall dans le passage suivant, *loc. cit.*, p. 289. « As Kofoid and Swezy (1921) have stated, there exits in the dinofla gellates not only a functionnal but usually also a structural differentiation between the two flagella, in that the transverse flagellum is frequently, if not always ribbon-like. In a primitive form like *Oxyrrhis* one might hope to find the beginnings on such a structural specialization. Keysselitz (1908) has found that the flagella are some what similar : both appear flattened, gradually diminishing to a thread toward the point, and consist of a *cytoplasmic sheath*, wich does not extend quite to the tip of the flagellum, enclosing a uniformly heavy *axial filament* qui lies toward one side of the sheath. Such a structure is not unlike that of the typical transverse flagellum of more highly specialized dinoflagellates, in which « the transverse flagellum itself consists of a stout fibril, bordered on one side by a comparatively wide, fin-like sheet of transparent protoplasm or membrane (Kofoid and Swezy, 1921). Senn (1921) also observed the axial filament, but was unable to determine whether it is axial or lateral in position ; he found that both flagella are similar in structure. »

Hall reconnaît d'autre part qu'il lui a été impossible de faire une différence quelconque de structure entre les deux flagelles bien qu'ils se comportent différemment dans la locomotion.

Nos observations montrent que chacun des observateurs avait raison, mais que leur description s'appliquait à des stades différents. Ainsi, les flagelles ont normalement une structure homogène, mais aux approches de leur dédoublement, le diamètre augmente et il apparaît à leur intérieur

une sorte de fibrille ou d'axe plus sombre destiné à se dissoudre en mettant un peu plus tard les deux flagelles frères en liberté (Pl. IV, Fig. 15, B).

Ces deux flagelles ainsi dissociés restent d'abord parallèles sur toute leur longueur éloignés seulement par un intervalle de 2 μ environ (Pl. IV, fig. 14). Pendant quelque temps tout au début de leur séparation les deux flagelles peuvent rester indivis au sommet sur une longueur de 10 à 15 μ ou même davantage : à cette extrémité le filament encore unique s'atténue progressivement en pointe effilée (Pl. IV, Fig. 9, 14, 15) ou encore se prolonge brusquement en un fil extrêmement mince qui dans un cas atteignait 50 μ.

Le dédoublement de ce flagelle longitudinal paraît se faire à peu près simultanément en tous ses points, réserve faite cependant de sa partie terminale, comme il vient d'être dit. Le parallélisme entre les deux moitiés dure assez peu ; avant même qu'il y ait eu disparition du prolongement terminal, les deux flagelles nouveaux, restés jusqu'ici parallèles, commencent à s'écarter plus ou moins l'un de l'autre dans la partie médiane, puis à l'extrémité même où le mince fil qui la prolongeait disparaît ; les deux nouveaux flagelles s'éloignent alors l'un de l'autre en faisant un angle variable à partir de la base d'insertion.

Le flagelle transverse se comporte comme le précédent, mais d'ordinaire un peu plus tardivement : comme son diamètre est plus faible que celui du flagelle longitudinal, qu'il est contourné alors que celui-ci reste droit, le dédoublement est moins facile à suivre ; dans un cas observé nettement et sur un même individu, la division était effectuée au sommet sur une longueur de 20 μ alors qu'à la base, sur une longueur à peu près égale, elle n'était pas commencée (Pl. IV, Fig. 14).

Après les constatations que nous venons de faire, il reste à déterminer dans les différents groupes d'organismes inférieurs, le mode de naissance des flagelles qui prédomine :

formation de *novo* par filtration ou formation par dédoublement et à tirer de ces observations les conclusions générales qui s'imposeront.

Chez l'*Oxyrrhis*, après le dédoublement des flagelles, la division du noyau déjà amorcée va se continuer, alors que le corps s'allonge notablement : sa partie postérieure se reconnaît toujours à la présence de l'éperon ; mais il est plus difficile de suivre les transformations qui vont se produire à l'avant du corps et qui feront que cette moitié avant possédera les mêmes organes et la même morphologie générale que la partie arrière, celle-ci ayant conservé sa forme sans grand changement.

Le dédoublement des flagelles que nous venons de faire connaître va nous servir de guide dans nos investigations.

En effet, sur un matériel fixé, nous constatons qu'au début de l'allongement du corps, alors que le système locomoteur est dédoublé en deux parties exactement semblables, le sillon d'insertion des flagelles se dédouble lui-même et tandis que l'une de ses moitiés conserve un couple de deux flagelles (longitudinal et transverse), l'autre moitié de ce sillon s'éloigne progressivement du côté de la partie avant. Le nouvel individu conservera donc un appareil locomoteur constitué comme l'ancien avec la même orientation et le même caractère (Pl. IV, Fig. 20-22).

L'étude de la division du noyau va nous montrer plus loin, ce que l'on sait déjà, que le nouvel individu aura de même un appareil nucléaire semblable à celui de l'ancien : d'autres organes semblent aussi pouvoir se dédoubler (Pl. IV, Fig. 16, 17). Mais il est difficile sinon impossible, de préciser quelles sont ces parties du corps qui proviennent d'un dédoublement.

On admet bien que les chromomères d'un noyau ont des rôles différents : rien n'empêche de penser que le cytoplasme renferme lui aussi des éléments *exclusivement* consacrés à telle fonction ou à tel détail de structure.

Nous arrivons maintenant à un point délicat : Hall a

décrit et dessiné chez l'*Oxyrrhis* avec des détails impressionnants un système neuromoteur compliqué comprenant blépharoplastes, centrosome extranucléaire, rhizoplaste intranucléaire, paradesmose ; tout cet appareil compliqué est donné, p. 296, comme « *diagrammatic camera lucida* sketches ».

Or les figures relatives à ce système neuromoteur sont en contradiction absolue avec nos propres observations. Ainsi, nous avons constaté, sans aucun doute possible que, l'insertion des deux flagelles sur le corps n'a pas lieu de la façon indiquée par Hall : celui-ci représente leur pénétration dans le cytoplasme, au travers de la membrane, en des points éloignés par *toute la largeur du lobe.* Or, nous avons vu, au contraire, que ces deux flagelles pénètrent dans le corps en des points extrêmement rapprochés, juste au-dessous du lobe quand il existe (Pl. IV, Fig. 2-5). On peut parler à la rigueur de la présence à cet endroit de deux blépharoplastes *au contact*, comme il arrive chez certains autres Flagellés ; il est de fait cependant que les granulations chromatiques qui les représentent sont difficilement visibles et semblent manquer assez souvent.

Avec un point de départ aussi différent, il est impossible de chercher à concilier la conception de Hall et la nôtre : nous irons plus loin. Au risque d'être taxé d'observateur médiocre, nous n'hésitons pas à reconnaître que jamais nous n'avons vu chez l'*Oxyrrhis* une trace quelconque de centrosome extranucléaire, de paradesmoses, de rhizoplastes intranucléaires. Alors même que ces éléments existeraient, ils ne se comporteraient certainement pas de la manière indiquée.

Nous avons vu par exemple la façon dont se produit le dédoublement des deux flagelles ; elle permet lors de la bipartition à chacun des individus frères de posséder un flagelle longitudinal et un flagelle transverse : ceux-ci se transmettent de génération en génération leurs *propriétés respectives*, sans que jamais leur rôle soit interverti.

Supposons un instant que le schéma élaboré par Hall soit exact et nous constaterons d'après sa description (*loc. cit.*, p. 296) que chez les *Oxyrrhis*, le couple de flagelles à rôle différent provient dans les individus frères, chez l'un du flagelle longitudinal, chez l'autre du flagelle transverse, ce qui, on en conviendra, est au moins singulier.

Il n'existe *a priori* aucune impossibilité pour que l'*Oxyrrhis* possède en dehors des blépharoplastes un rhizoplaste et un condyle, celui-ci pouvant être baptisé de centrosome extranucléaire. Cette organisation serait conforme au schéma général que nous avons donné autrefois de l'appareil locomoteur chez le *Polytoma uvella*, schéma qui depuis cette lointaine époque a été étendu, modifié ou non à de nombreux Flagellés par différents savants.

Mais ce qui est certain, c'est que le mode de dédoublement des flagelles chez l'*Oxyrrhis*, tel que nous l'avons vu et décrit, est inconciliable avec la conception du système neuromoteur tel qu'il est exposé dans le Mémoire de Hall.

Il nous reste dans cette espèce à étudier maintenant le *comportement du noyau* à l'état quiescent et à l'état de division.

Keysselitz aurait vu un centriole dans le nucléole qui est désigné par les auteurs tantôt sous le nom de karyosome, tantôt sous celui d'endosome : son existence est niée par Senn et par Dunkerley ; ce centriole n'a pas été vu davantage par Hall et par nous. Le nucléole s'est montré dans nos préparations exactement semblable à celui qui a été décrit par Hall ; il est constitué par un gros corpuscule sphérique de substance chromatique d'apparence homogène et qui lors de la division du noyau subira comme chez les Eugléniens, mais à un degré beaucoup moindre, un allongement suivi d'une rupture médiane. Ce nucléole paraît fréquemment entouré d'une auréole incolore résultant de l'action du fixateur.

La structure du noyau lui-même à l'état quiescent comprend de petits grains serrés les uns contre les autres au

contact et qui ont été considérés avec raison par Hall comme des chromosomères. Ces chromosomères sont associés en chaînettes formant les chromosomes et ils persistent pendant tout le cycle du développement.

Nous partageons cette manière de voir en lui faisant subir quelques légères modifications ou additions.

Dans une expérience réalisée avec du bleu de crésyl, nous avons réussi à provoquer un éclatement du corps avec dispersion des globules d'huile : le noyau seul avait conservé sa forme. Dans ce noyau, les chromomères se montraient dissociés et teintés en bleu : le nucléole s'était lui-même séparé en trois globules bleu foncé, ce qui semble indiquer une nature peu consistante, déformable comme celle d'un liquide.

En ce qui concerne les chromomères dissociés et devenus indépendants, nous n'allons pas jusqu'à contester l'existence de chaînettes à tous les stades, nous voulons simplement dire que l'union des grains dans ces chapelets semble assez faible et susceptible d'être rompue facilement.

D'un autre côté, nous considérons qu'il n'est guère possible d'envisager l'existence de chaînettes de *longueur définie et comparables à des chromosomes* ; pour nous, l'ensemble des chaînettes constitue en réalité un spirème ou cordon enroulé sur lui-même de façon variable ; nous nous figurons l'ensemble comme un simple peloton de fil pour lequel il est impossible de dire de combien de fragments le fil est constitué ou même de décider s'il est continu (Pl. IV, Fig. 7-13).

La notion de chromosomes distincts et bien définis par leur orientation, leurs déplacements, leur mode de distribution, doit selon nous être abandonnée en ce qui concerne les Péridiniens.

On a voulu rattacher le mode de division de leur noyau à celui des autres êtres, animaux ou végétaux supérieurs en organisation : c'est dans ce but que Hall décrit (*loc. cit.*, p. 307) une fission longitudinale des chromosomes en fin de prophase : la séparation débute à l'une des extrémités

en s'étendant progressivement vers l'autre donnant ainsi un V. A un stade suivant qui serait celui de la plaque équatoriale, les branches du V s'écarteraient progressivement de manière à se trouver dans le prolongement l'une de l'autre : elles se sépareraient ensuite pour former les deux noyaux frères.

Si les chromomères constituent, comme nous le pensons, des unités stables, il est certain qu'à chaque mitose, ils doivent se diviser. Selon leur mode de division, le spirème subira un allongement ou sera dédoublé. Cette dernière hypothèse paraît la plus logique, mais elle n'est guère susceptible d'une démonstration rigoureuse. Quant à admettre que dans un peloton de fil à enroulement fortement serré, des fragments souvent très longs, considérés comme chromosomes puissent prendre chacun la forme en V avec écartement progressif des deux longues branches, celles-ci finissant par devenir parallèles, nous voyons là une impossibilité absolue.

Ce n'est pas cependant que l'on puisse expliquer facilement cette orientation parallèle des chaînettes du spirème que l'on observe ordinairement avant la séparation en deux moitiés du noyau, et qui succède à un enroulement du cordon en divers sens (Pl. IV, Fig. 14, 15, 18).

Le mieux, en pareil cas, est de décrire aussi exactement que possible les structures observées, afin de se rendre compte autant qu'il est possible de la manière dont elles passent de l'une à l'autre.

Le noyau à l'état quiescent est en général sphérique d'un diamètre de 8 à 10 μ qui peut descendre à 6 μ dans les individus les plus petits : il est situé en général dans la partie avant du corps, mais cette position n'a rien de fixe : elle varie avec les individus. Ce noyau renferme sous sa membrane un grand nombre de petits grains chromatiques serrés les uns contre les autres au contact autour d'un gros corpuscule chromatique homogène qui est le nucléole : ce sont les chromomères. Ces grains donnent au noyau un

aspect granuleux : comme leur orientation est souvent mal définie, il est difficile de savoir s'ils sont indépendants ou non. En réalité, en observant les cas les plus favorables, on arrive à la conviction que ces grains sont associés en un chapelet qui s'enroule en peloton et constitue le spirème.

On peut discuter de la question d'un spirème continu ou fragmenté en segments ou chaînettes séparées qui seraient les chromosomes. Nous nous refusons à voir dans ces segments de véritables chromosomes, car il nous est arrivé ici, comme dans d'autres espèces, de pouvoir suivre un spirème continu sur une très grande longueur, c'est-à-dire sur plusieurs tours en surface du noyau (Pl. IV, Fig. 13).

Hall qui admet l'existence de chromosomes distincts, les fait passer de la forme dispersée à la disposition radiale pour reprendre ensuite plus tard la distribution première avec tendance à s'incurver (Pl. XXVI, XXVII).

Nous pensons, d'après nos observations, que les choses se passent beaucoup plus simplement.

Lorsque le noyau se prépare en vue de la division, les replis du spirème deviennent plus distincts et l'on y distingue mieux le sens des enroulements : le nucléole qui se trouve au centre du peloton s'allonge déterminant par là une poussée interne sur les replis du spirème qui tendent ainsi à devenir parallèles (Pl. IV, Fig. 18). C'est probablement à ce moment que le spirème se dédouble, de telle sorte que chaque noyau nouveau conservera sensiblement le même nombre de chromomères que le précèdent.

Le nucléole va se diviser en deux sphères qui s'éloignent en restant réunies par un trabécule ; en même temps le spirème à replis parallèles se fend en son milieu et chaque moitié accompagne un nucléole.

Dans chaque nouveau noyau, les replis du spirème conservent quelque temps la disposition parallèle ; un peu plus tard on observera des enroulements du cordon en plusieurs sens (Pl. IV, Fig. 20-22) ; lorsque les deux individus se

séparent ses noyaux montrent d'ordinaire un enchevêtrement plus grand et plus serré du cordon nucléaire.

Nous sommes revenu au point de départ. Notre conception du mode de division du noyau de l'*Oxyrrhis* montre avec celle de HALL par une différence essentielle : là où celui-ci ne voit que des chromosomes distincts, nous apercevons un spirème. Il est bien difficile de nier l'existence de celui-ci quand on peut constater, comme nous l'avons fait, sa continuité le long de plusieurs enroulements. Si l'on examine les beaux dessins du Mémoire de HALL, on devra convenir qu'ils plaident peu en faveur de véritables chromosomes. En effet, les chaînettes de chromomères sont trop inégales et d'autre part, quand on voit certaines d'entre elles atteindre une longueur inusitée, l'idée d'un spirème plus ou moins continu, comme nous le concevons, ne peut que s'imposer.

D'autre part, les figures des Planches XXVII et XXVIII, destinées à montrer des chromosomes en V dont les deux branches arrivent à se mettre dans le prolongement l'une de l'autre, paraîtront sans doute peu démonstratives à beaucoup, étant donné la structure dense du milieu : d'aucuns, comme nous, jugeront cette sorte de gymnastique, non seulement peu vraisemblable, mais impossible.

Ces remarques s'appliquent avec une force plus grande encore à l'histoire de la division nucléaire dans le genre *Ceratium hirundinella* où elle a été esquissée par HALL en 1925.

2° *Le vacuome.* — En dehors des vacuoles nutritives, il existe peu de renseignements sur les autres vacuoles. SENN a cependant noté la présence d'éléments à contenu fluide, qui sont peut-être comparables aux « pusules » de certains Péridiniens. HALL de son côté, dit avoir souvent observé des vacuoles n'ayant aucun contenu solide, mais il ne lui paraît pas certain qu'on puisse les assimiler à des pusules.

L'emploi des colorants vitaux fournit dans cette espèce

des résultats qui rappellent de près ceux que nous avons signalés à propos du *Gymnodinium fucorum* ; les vacuoles se colorent rapidement en rouge ou en violet avec le bleu de crésyl (Pl. III, Fig. 2-3), leur nombre est très variable, il peut dépasser largement la trentaine : mais il est parfois réduit à moins d'une douzaine, ce sont des sphères dont le diamètre maximum est 5 µ, alors que les plus petits ne dépassent guère 1,5 µ : grandes et petites vacuoles sont souvent mélangées et dispersées dans le cytoplasme ; mais quelquefois, ces sphères sont de même diamètre dans le même individu. Il ne faut pas oublier que ces sphères, comme en beaucoup de cas semblables sont susceptibles d'augmenter de volume en s'hydratant. La dispersion de ces éléments dans le cytoplasme n'a pas toujours la même irrégularité ; ainsi, lorsqu'ils sont très petits, ils sont en général rangés en couronne régulière sous la membrane et semblent constituer un système mucifère analogue à celui des Eugléniens et de beaucoup d'organismes inférieurs ; c'est à ce système qu'est due la formation des nosopodes ; le mucus des sphérules situées sous la membrane sort par les pores de celle-ci pour s'étirer en longs filaments. La difficulté est de distinguer le système mucifère du système vacuolaire proprement dit : la transition est absolument insensible, de sorte qu'on est conduit, comme nous le faisons ici, à rattacher tous ces éléments au vacuome.

L'embarras est encore plus grand lorsqu'il s'agit d'établir les rapports exacts entre les vacuoles digestives et ces vacuoles chromatiques ; la pénurie du matériel, au moment voulu, nous a empêché d'éclaircir cette question que nous avons déjà examinée à propos des infusoires ciliés et d'un Rhizopode le *Difflugia globulosa* Dujardin (1). Le plus simple dans ce cas est d'exposer les faits tels qu'ils ont été vus, en attendant des observations plus complètes qui permettront d'en modifier plus ou moins l'interprétation.

(1) P.-A. Dangeard, Mémoire sur le *Difflugia globulosa* (*Le Botaniste*, XXVIII, 1937).

Si nous considérons un individu se nourrissant d'une petite algue chlorelloïde, on constate qu'après son ingestion, elle se trouve au contact direct du cytoplasme (Pl. III, Fig. 5). On ne saurait donc parler en ce cas d'une vacuole digestive préexistante. Les sucs digestifs imprègnent l'algue, la digèrent, ne laissant qu'une pelote résiduelle rougeâtre qui est sensiblement de même grosseur que l'algue au moment de son ingestion. On peut parler alors de vacuole digestive, car elle est limitée nettement du cytoplasme (Pl. III, Fig. 6-7). L'individualité de la vacuole digestive se manifeste plus tôt parfois : c'est lorsque plusieurs de ces algues se trouvent réunies ensemble dans une même cavité du corps (Pl. III, Fig. 8).

Mais s'il s'agit d'une grosse algue, comme un *Brachiomonas* qui peut remplir le tiers ou le quart du corps de l'*Oxyrrhis* en s'étendant d'une extrémité à l'autre, on est très perplexe et il devient difficile d'établir les rapports qui existent entre les vacuoles ordinaires et les vacuoles digestives : ils sont certainement très étroits et comportent sans doute une fusion commune.

Ce qui doit être retenu et ne manque pas d'intérêt, c'est la ressemblance entre le vacuome du *Gymnodinium fucorum* qui est une espèce saprophyte où les vacuoles alimentaires manquent et l'*Oxyrrhis marina* où la nutrition animale comporte un rôle si actif des vacuoles nutritives.

On peut rattacher, semble-t-il, au vacuome, la formation des *nosopodes* ; ce nom sert à désigner des filaments très fins, ressemblant à des flagelles, qui proviennent d'une sécrétion de mucus, soit normalement, soit à la suite d'une excitation ; on les connaît maintenant chez de nombreux organismes Protistes et Protophytes et nous avons été mêlé autrefois à leur histoire, en particulier chez les Cryptomonadinées.

L'*Oxyrrhis* qui produit également des nosopodes, nous a fourni une très belle préparation que nous avons dessinée autrefois avec soin et qui montre admirablement le mode

de filtration du mucus, au travers du périplaste (Pl. III, Fig. 23).

Dans le dessin que nous reproduisons, on voit que le cytoplasme a subi un retrait, sous l'influence du fixateur, déterminant une zone annulaire vide. En examinant celle-ci, on constate qu'elle est traversée par des fils très tenus qui partent de la surface du cytoplasme, atteignent le périplaste, le traversent par des pores extrêmement fins et se continuent longuement à l'extérieur, en conservant très longtemps leur individualité. Ces nosopodes sont recourbés en arrière, ce qui s'explique très bien par le sens du mouvement chez les Péridiniens avec l'épicone en avant ; mais ce mouvement, au moment de la production était certainement au ralenti, car s'il avait été normal, le déplacement rapide et la rotation du corps qui l'accompagne auraient donné lieu à un enchevêtrement inouï des filaments ; or, quelques-uns étaient encore restés distincts sur une longueur de 80 à 100 μ.

L'origine de ces nosopodes doit être cherchée selon nous dans la couronne de petites chambres vacuolaires qui existent en surface du corps et qui sont assimilables à celles que nous avons décrites chez le *Gymnodinium fucorum* dans le vacuome jeune. Mais, là comme ailleurs, ce système mucifère n'est qu'une dépendance du vacuome avec lequel il se relie par de nombreuses transitions.

Notons aussi la rencontre d'un *Oxyris* en bipartition : il était recouvert de nosopodes courts semblables à des cils : ceux-ci se reliaient au cytoplasme par une racine transversant les pores de la membrane (fig. 1, p. 75).

Dans cette description du vacuome nous avons surtout utilisé le bleu de crésyl ; il était bon de comparer son action à celle du rouge neutre.

Le rouge neutre fournit d'excellents résultats à condition d'employer de très faibles solutions ; on obtient tout d'abord la coloration orangée des corpuscules mucifères, puis celles des vacuoles ordinaires (2,5 μ) disposées en une assise

sous la membrane, mélangées aux liposomes ou localisées à l'arrière, alors que les liposomes sont concentrés à l'avant. Cette position des vacuoles au voisinage de l'entrée des aliments semble indiquer que les vacuoles digestives tirent leur origine de la fusion de vacuoles ordinaires. Il n'est pas rare de rencontrer dans un même individu des vacuoles orangées fusionnées en une ou plusieurs grosses vacuoles, résiduelles ou non, et de petites vacuoles mucifères ayant atteint presque le diamètre des vacuoles ordinaires par hydratation.

3° *L'ergastome.* — Cette formation comprend l'ensemble des liposomes ou corps oléagineux qui existent dans le corps ; HALL se borne à la simple remarque suivante : « Suspended in the endoplasm of living organisms are numerous small oil globules, wich are usually more abundant toward the periphery of the cell, *loc. cit.*, p. 287-288 ». Ces liposomes, dans les colorations vitales restent incolores : comme ils noircissent par l'acide osmique, on peut facilement en utilisant cette propriété juger de leurs dimensions, de leur nombre et de leur répartition.

Le diamètre des globules ne dépasse guère parfois 1,5 μ ; cela nous a paru correspondre à la présence d'un vacuome assez développé (Pl. III, 2-3). Dans le cas d'un vacuome réduit, ces liposomes atteignent un diamètre de 3 à 4 μ et sont groupés de préférence dans la partie avant opposée au rostre (Pl. III, Fig. 5, 8).

Les liposomes sont d'autant plus nombreux qu'ils sont plus petits ; c'est sans doute ici, comme un peu partout, qu'en fusionnant entre eux, ils donnent naissance aux gros globules.

On peut se demander s'il existe une relation entre la quantité des vacuoles et celle des liposomes dans un même individu ; cette relation doit plutôt être cherchée du côté de la nutrition générale qui, tantôt est normale et tantôt comprend une pléthore d'aliments, succédant à une période de

jeûne ; à cet égard, citons l'observation suivante relative aux variations que l'on observe dans l'ergastome.

Nous avons rencontré dans une culture dépourvue d'algues, un individu presque translucide, dont le cytoplasme était complètement dépourvu de granulations ou de corpuscules quelconques, sauf à la base du rostre ; là, dans un espace qui nous a paru correspondre à la vacuole contractile, une quantité de granulations excessivement fines tourbillonnaient en mouvement brownien. L'activité de cet individu était notablement ralentie, mais elle existait encore néanmoins.

La présence dans cette même culture d'un Péridinien saprophyte en excellent état avec amidon et réserves d'huile, nous fait penser que l'*Oxyrrhis* qui possède une nutrition animale est peu capable d'y suppléer par nutrition saprophytique : il serait intéressant de le vérifier.

Nous devons enfin mettre en garde sur une propriété que nous avons déjà signalée à plusieurs reprises dans nos précédents travaux. Si, après l'acide osmique qui noircit les liposomes, on fait agir l'iode et le bleu de crésyl, les globules oléagineux se colorent en vert, de telle sorte que l'on pourrait les confondre avec des vacuoles : mais celles-ci après ce traitement, ont disparu ou sont peu visibles chez l'*Oxyrrhis*.

Nous pourrions citer plusieurs exemples où, chez des plantes phanérogames, l'inverse se produit : ce sont des éléments du vacuome, à tous les stades de leur évolution, qui noircissent fortement et entièrement par les vapeurs d'osmium dans des tissus déterminés, alors que sur le vivant, le vacuome se colore normalement dans ces mêmes tissus.

Des faits de cette nature exigent une attention minutieuse dans la distinction des différentes formations cellulaires : ils ont donné lieu à de nombreuses erreurs en cytologie animale et végétale et la liste est loin d'être close.

4° *Les kystes.* — La formation de kystes chez l'*Oxyrrhis* a été jusqu'ici signalée seulement par Hall, *loc. cit.*,

pages 294-295. Ces kystes ont été obtenus de la manière suivante : un certain nombre de cultures en gouttes pendantes sur lames creuses furent bordées de vaseline et portées en chambre humide. Pendant les deux premières semaines, la division conserva son rythme normal, mais avec une diminution de taille remarquable, de telle sorte qu'au bout de trois semaines, la grosseur des individus était réduite des deux tiers. A la fin de cette période, quelques rares formes non mobiles furent observées dans chaque culture : toutes avaient les caractères des individus en activité, avec cette réserve que les particules alimentaires étaient très petites ou manquaient. Après six semaines, il n'existait plus dans les cultures que des formes immobiles

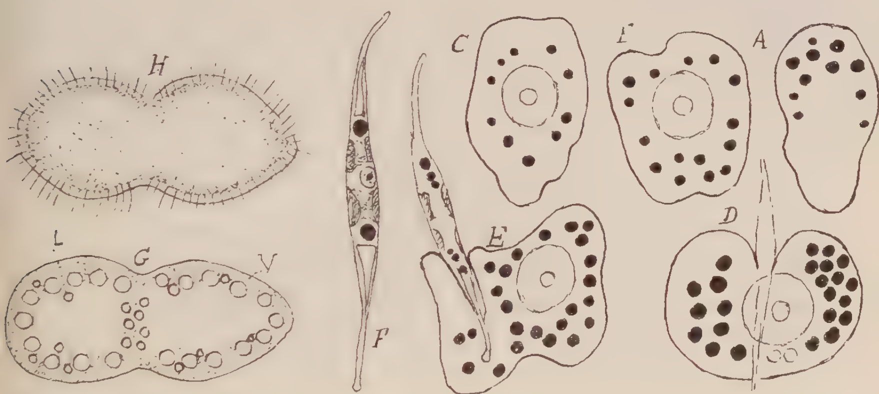


Fig. 1.

dépourvues de flagelles et en quelques cas un « acyst wall » semblait entourer les individus. Du fait que les cultures ne pouvaient subir d'évaporation appréciable, la possibilité d'une plasmolyse due à un accroissement de salinité semblait devoir être écartée.

Hall, un peu en contradiction avec cette description dessine, Figure E, deux kystes, l'un renfermant une grosse sphère alimentaire et le second, des résidus digestifs importants ; il admet que cet enkystement de l'*Oxyrrhis* appartient à un type déjà observé chez les Dinoflagellés et qui,

vraisemblablement, est provoqué par l'ingestion d'une abondante nourriture nécessitant une période de repos pour son assimilation.

Nous ne discuterons pas ici les différentes causes qui interviennent dans la formation des kystes ; on peut citer en particulier la dessiccation progressive du milieu qui, à notre avis, est la plus importante chez les organismes inférieurs ; l'appauvrissement du milieu nutritif et les changements qui s'y produisent, sans parler des questions de température et d'éclairement qui agissent certainement. Il est bon de constater que les kystes des organismes inférieurs, d'une façon générale, sont dépourvus de résidus digestifs ; il se produit, sauf quelques exceptions, une épuration du protoplasma au cours de son enkystement.

Cette épuration du protoplasme accompagnant l'enkystement se rencontre aussi chez l'*Oxyrrhis marina* : c'est également à la suite d'une dessiccation progressive que les formes actives passent au stade de repos.

Ainsi, dans les kystes observés, les vacuoles digestives, avec leurs résidus, avaient complètement disparu et l'on n'apercevait plus que les globules d'huile, parfois nombreux, de grosseur variable, dispersés ou non ; dans ce dernier cas, ils étaient localisés dans la partie antérieure du corps. Le corps qui était recouvert d'une membrane épaisse conservait chez quelques kystes des traces de sa morphologie antérieure, c'est-à-dire qu'on pouvait y reconnaître la partie avant plus bombée et la partie arrière rétrécie à son extrémité ; mais chez d'autres kystes, cette distinction était devenue impossible (fig. 1 du texte).

On doit aussi noter que dans nos observations, la pénurie des aliments, qui s'est produite à un degré tel que beaucoup d'individus, tout en continuant de se multiplier activement, ne montraient plus aucun organisme ingéré, a dû favoriser l'enkystement, mais c'est la dessiccation qui s'est montrée le facteur principal. Alors que, dans le liquide même de la culture, les kystes étaient introuvables, nous les avons ren-

contrés dans le flacon renfermant la culture sur toute cette zone située au-dessus de la surface de l'eau et qui conserve grâce à sa salinité une certaine humidité.

Nous avons déjà eu l'occasion de signaler, à propos du *Gymnodinium fucorum*, les conditions favorables que cette zone présente à la formation des kystes, même quand il s'agit d'Infusoires marins; il est à remarquer qu'en élevant le niveau de la surface, cette zone se trouve à nouveau submergée et les individus enkystés reprennent assez vite leur activité. L'un de ces kystes, qui s'était formé avant d'avoir pu se débarrasser de la Diatomée filamenteuse qui avait servi à sa nutrition, restait traversé de part en part comme d'une épée (fig. 1 D du texte) ; un autre kyste, peu de temps après l'arrivée de l'eau, abandonnait sous nos yeux une de ces Diatomées insuffisamment engagée dans le corps E. Cette Diatomée est le *Nitzschilla Closterium*.

2° Le ***Gymnodinium hyalinum*** Schilling.

Les *Gymnodinium* forment un groupe très riche en espèces : mais celles-ci sont, en général, assez mal caractérisées, de sorte que leur détermination est parfois difficile ; aussi, avons-nous éprouvé jusqu'au dernier moment quelque hésitation sur la détermination qu'il convenait d'adopter pour l'espèce que nous étudions ici.

Ce Péridinien a été rencontré autrefois par nous en individus assez nombreux parmi des algues inférieures. *Chlamydomonas*, *Trachelomonas*, etc., dont il faisait sa nourriture habituelle.

Les observations faites au sujet de cette espèce sont anciennes ; mais comme elles avaient été rédigées sommairement, elles ont pu être utilisées dans ce mémoire. D'autant plus qu'elles étaient accompagnées de dessins nombreux.

Le corps est d'ordinaire presque globuleux, un peu aplati cependant ; l'hypothèque forme une sorte de calotte déterminée par le sillon transversal : le diamètre moyen est de

18 à 20 μ : un flagelle difficile à voir oscille dans le sillon transversal : le second flagelle, inséré à côté du premier, est traîné à l'arrière, en suivant tout d'abord un sillon longitudinal peu marqué.

Si nous comparons nos figures à celles de Shilling, on constate une différence assez sensible et qui aurait pu être considérée comme spécifique : il s'agit surtout de la position du sillon transverse qui est ici placé beaucoup plus bas que dans les dessins de Schilling. D'autre part, il nous a paru que ce savant a confondu la partie postérieure avec l'épithèque, laquelle en réalité est arrondie et surtout est beaucoup plus développée que l'hypothèque : celle-ci forme une simple calotte (Pl. V, Fig. 1-2, 13).

Ce qui paraît bien confirmer notre interprétation, c'est que le noyau est situé à sa place ordinaire, c'est-à-dire dans la moitié avant du corps ou épithèque (Pl. V, Fig. 13).

Si nous n'avons pas créé une espèce nouvelle, c'est que les dimensions des individus observés dans nos récoltes correspondaient à celles du *G. hyalinum* dont la longueur indiquée par Schilling est de 23,6 μ sur une largeur de 20,7 μ : la forme du corps d'autre part est sujette à des modifications plus ou moins grandes dans les deux formes ; mais c'est surtout la considération du mode de nutrition qui permet, dans la circonstance, de penser que l'espèce étudiée ici est réellement le *G. hyalinum*.

Selon Schilling, la nutrition animale dans cette espèce ne se produirait pas en hiver : c'est seulement au printemps qu'elle a été observée. Le mouvement des individus cesse ; les flagelles disparaissent : si le corps se trouve au contact d'un *Chlamydomonas*, il se produit en ce point une sorte de pseudopode qui entoure l'algue d'une mince couche de cytoplasme ; celui-ci en faisant retour à l'intérieur achève l'ingestion de l'aliment. Le nombre des cellules qui peuvent ainsi pénétrer dans le corps est très variable ; on en compte quelquefois plus de dix. Il n'y a pas que les *Chlamydomonas* qui puissent servir ainsi à la nourriture du Péridinien :

Schilling a observé aussi la capture d'un jeune *Pandorina morum*.

La digestion de ces algues s'accuse bientôt par un changement de couleur et de forme : la teinte verte de la chlorophylle passe au brun sous l'influence du contenu acide de la vacuole digestive.

Les organismes ingérés sont contenus dans une seule vacuole ou dans des vacuoles différentes : au moment de l'expulsion des résidus, ceux-ci sont réunis en une seule masse dans une vacuole qui se rapproche de la surface, proémine, éclate et abandonne ainsi son contenu à l'extérieur ; mais il est bon de savoir que les aliments ou leurs résidus peuvent persister non seulement pendant la division en deux du corps, mais aussi pendant l'enkystement.

Selon Schilling, chaque partie de la surface, sans distinction, peut servir indifféremment pour la capture des aliments et la sortie des résidus : une vérification du fait serait à souhaiter ; il paraît assez peu vraisemblable d'autre part que la nutrition animale, dans cette espèce, n'ait pas lieu pendant l'hiver et qu'elle ne se manifeste qu'au printemps.

Nos observations personnelles reproduites ici en italique ne concernent guère malheureusement que l'étude du noyau et de son mode de division :

Le noyau se trouve à l'avant du corps, il est fréquemment repoussé jusqu'au contact même du périplaste par les nombreuses inclusions qui constituent l'aliment (Pl. V, Fig. 7-10) : *il est plus ou moins déformé également. Dans ces conditions, il est presque impossible de fixer ses dimensions.*

Lorsque le noyau est plus ou moins globuleux, le diamètre moyen est de 12 à 16 μ environ : mais fréquemment ce noyau a un contour elliptique ou irrégulier, ou bien encore, il a la forme d'un biscuit.

Il ne semble pas qu'il y ait une membrane nucléaire proprement dite : le nucléoplasme se présente tantôt avec l'aspect

homogène, tantôt acve l'aspect granuleux ; quelquefois même on y distingue une sorte de striation.

Ordinairement, la substance nucléolaire qui est très abondante, n'est pas réunie en un seul nucléole ; il y a, selon les noyaux, deux, trois ou quatre nucléoles : ceux-ci occupent toujours la surface du nucléoplasme : ils sont logés dans une concavité de cette substance et ils en sont séparés par un espace incolore (Pl. IV, Fig. 6-12).

Ces nucléoles sont arrondis ou plus souvent de forme irrégulière, en biscuit, en croissant ; quelques-uns sont réunis entre eux par des trabécules de même substance. Le plus souvent la substance nucléolaire est homogène : parfois cependant elle est formée d'un amas de granules chromatiques (Pl. V, Fig. 14-15).

Au moment de la division, le noyau s'allonge en biscuit et la substance nucléolaire forme une bande chromatique superficielle plus ou moins régulière destinée à fournir les deux nucléoles (Pl. V, Fig. 10). *Si le noyau en division possède deux ou trois nucléoles, il y a plusieurs bandes parallèles qui se coupent en leur milieu* (Pl. V, Fig. 21-22) ; *mais la répartition de la substance nucléolaire n'offre rien de cette régularité que nous rencontrons chez les Eugléniens.*

De même, en ce qui concerne le nucléoplasme : celui-ci montre parfois au moment où il se sépare en deux moitiés, une sorte de striation qui rappelle les chromospires des Eugléniens ; mais cependant on ne saurait faire, à notre avis, une assimilation complète.

A la reconstitution des noyaux-frères, le nucléoplasme s'arrondit et la substance nucléolaire se ramasse selon les cas en un ou deux nucléoles superficiels ; c'est à ce moment que se produit dans le protoplasma le plan de séparation qui isole les deux nouveaux individus.

Le protoplasma renferme un plus ou moins grand nombre de grains d'amidon ; ceux-ci sont localisés de préférence dans la partie avant du corps formant une ou plusieurs assises sous le périplaste.

La multiplication se fait par une simple division de la cellule en deux moitiés : celles-ci sont recouvertes d'une mince membrane, dont elles se dégagent plus tard.

Les cellules-filles renferment des amas jaunes ou rougeâtres qui ne sont autre chose que des résidus digestifs ; le protoplasme ne subit donc pas nécessairement, comme la chose arrive chez d'autres Flagellés, une épuration avant la bipartition.

Cette description ancienne inédite que nous venons de reproduire intégralement en italiques, permet de juger des progrès réalisés récemment dans l'étude des Eugléniens et des Péridiniens ; ces progrès permettent une meilleure interprétation des faits surtout en ce qui concerne la structure du noyau et son mode de division : on se rend mieux compte aussi du grand intérêt de certaines constatations qui semblaient banales à l'époque.

Ainsi, pour ce qui est du nucléole et de son rôle, il est évident que l'abondance inusitée de la substance nucléolaire, de sa répartition, de son comportement lors de la mitose, pose un problème des plus intéressants sur son rôle en général.

En se limitant aux Pérédiniens, que voyons-nous ? Chez beaucoup d'espèces, le nucléole est central et unique : il est homogène pour certains auteurs, pour d'autres il contient un centriole ou centrosome ; avec ce centrosome, apparaît l'action directrice dans la mitose, action qui semble pouvoir se manifester également avec un nucléole homogène ; quand plusieurs nucléoles plus ou moins extranucléaires existent, où est le centrosome ? Et s'il est absent, par quoi est-il remplacé dans sa fonction directrice ? Ce même problème reste encore en suspens lorsqu'il s'agit de la division du noyau non seulement chez les organismes inférieurs, mais aussi, et d'une façon aiguë, chez les Phanérogames.

De là vient le grand intérêt du comportement des

nucléoles pendant la division chez le *Gymnodinium hyalinum*, tel que nous venons de l'établir. Il est tels minimes détails comme ceux-ci, qui suffisent à renverser les théories les plus solides en apparence.

La question de la structure du noyau quiescent ou en voie de division, chez le *G. hyalinum* est plus facile à résoudre. Nos dessins anciens montrent nettement les corpuscules métachromatiques que nous savons maintenant devoir assimiler à des chromomères : il est à noter que leur nombre est très élevé. Si le noyau semble parfois homogène, cela est dû, au moins pour une grande part, à l'action du fixateur.

La petitesse des chromomères explique pourquoi nous n'avons pas vu leur orientation en spirème dans les noyaux quiescents ; mais nous avons aperçu et dessiné dans ces noyaux des stries très nettes et souvent parallèles en certains points qui étaient certainement des chaînettes de chromomères : nous les avons retrouvées lors de la mitose ; à l'anaphase, elles étaient devenues parallèles et se séparaient transversalement (Pl. V, fig. 18-22).

Quant à la substance nucléolaire répartie en un ou plusieurs nucléoles, il nous est possible, grâce aux dessins anciens, de compléter ce que nous en avions écrit primitivement, sans nous douter à cette époque de l'importance que la chose pouvait avoir.

Il est très rare de rencontrer un noyau à nucléole unique, sauf après une division ; souvent, il en existe deux de grosseur et d'aspect variables ; dans ce cas, ils peuvent être reliés par un trabécule de même nature qui traverse le nucléoplasme ; on en compte parfois jusqu'à quatre placés comme les précédents en surface. Ces nucléoles sont le plus souvent homogènes ; il en est qui sont nettement granuleux (Pl. V, fig. 14-15).

Lors de la division du noyau, le nucléole, s'il est unique, forme un axe qui se renfle à ses deux extrémités, sans que celles-ci aient nécessairement un volume égal ; avec plu-

sieurs nucléoles, il arrive que chacun d'eux s'étire à l'anaphase formant ainsi plusieurs axes nucléolaires.

Tandis que les vacuoles digestives se disposent du côté de l'hypocone, le noyau qui se prépare à la division s'allonge perpendiculairement à l'axe du corps ou un peu obliquement ; la bipartition du corps est donc sensiblement longitudinale. La séparation des deux individus frères s'annonce de bonne heure par l'apparition d'une cloison qui s'avance dans le cytoplasme en direction centripète. Le corps de chaque individu s'arrondit à l'intérieur d'une mince enveloppe qui disparaîtra plus tard.

Nous ignorons si l'*ergastome* est présent dans cette espèce, comme il est presque certain, et quelle est la proportion des liposomes par rapport aux grains d'amidon : nos dessins ne fournissent aucune indication à cet égard.

Mais lorsque cette espèce sera rencontrée à nouveau, il sera facile d'élucider ces détails de structure. Il en sera de même du vacuome par l'emploi des colorations vitales dont on ne connaissait pas l'usage à cette époque.

3° *Gymnodinium Vorticella.*

Parmi les Péridiniens à nutrition animale, il ne faut pas oublier le *G. Vorticella*. Nous lui avons consacré autrefois un petit Mémoire qu'il sera toujours bon de consulter (1) : on y trouvera de nombreux détails sur tout ce qui concerne l'ingestion si curieuse des aliments et leur digestion (Pl. V, Fig. 1-10) ; la formation des kystes, qui est assez différente de celles des autres Péridiniens a été décrite et figurée (Pl. V, Fig. 16-23).

Nous n'ajouterons ici que deux mots sur la structure du noyau qui est sphérique et d'un diamètre moyen de 5 à 6 μ ; il contient des sphères chromatiques visibles avec de bonnes fixations et qui ont la valeur de chromomères

(1) P.-A. Dangeard, La nutrition animale des Péridiniens (*Le Botaniste*, III, 1892, p. 7-25, Pl. I, fig. 1-22).

comme chez les *Oxyrrhis* et le *G. hyalinum* (Pl. V, Fig. 13-14).

Le nucléole est superficiel, comme dans cette dernière espèce, et ce qui augmente la ressemblance, c'est la présence fréquente de deux nucléoles ; par contre ces deux caractères différent de ce qui existe dans l'*Oxyrrhis* et le *G. hyalinum.*

La division de ce noyau n'a pas été suivie.

C — Espèces a nutrition holophytique.

Ce groupe comprend les espèces qui ont des plastes colorés ou phéoplastes et qui possèdent par conséquent la fonction d'assimilation chlorophyllienne. Quelques-unes, parmi elles, sont peut-être susceptibles, comme dans le groupe des Eugléniens, de perdre leur pigment et de se nourrir en saprophytes avec des plastes incolores : mais notre attention ne s'est pas dirigée de ce côté.

Pendant la rédaction de ce mémoire, nous n'avons disposé que tardivement d'une culture de Péridiniens à nutrition holophytique ; les notes que nous utilisons sont pour la plupart anciennes et inédites et cependant la valeur de ces dernières ne paraît pas avoir été sensiblement diminuée par les travaux plus récents.

Notre intention est concentrée pour l'instant sur l'étude du type nucléaire chez les Péridiniens : elle peut apporter des vues nouvelles en cytologie générale et contribuer à faire mieux connaître l'évolution et le rôle du noyau.

L'espèce qui va être maintenant décrite, présente de ce point de vue un intérêt particulier.

1° *Glenodinium cinctum* Ehrbg.

Cette espèce d'eau douce se trouvait mélangée dans une récolte au *Peridinium cinctum* ; lorsque celui-ci se débarrassait de sa coque, la distinction entre les deux espèces devenait difficile.

Nous avons essayé d'utiliser pour une séparation approximative la structure du noyau ; mais la différence envisagée pouvait n'avoir qu'une valeur très relative : la méthode des cultures pures apportera ici comme ailleurs les éclaircissements nécessaires quand le besoin s'en fera sentir.

Dans les questions de systématique, il est bon de ne pas être trop absolu : on n'est pas toujours certain que la forme que l'on décrit péniblement et en détail soit bien celle que le créateur de l'espèce avait en vue et que ses successeurs, à leur tour, ont peut-être à tort décrit sous ce nom.

Ainsi, il n'est pas douteux que les individus de notre récolte possédaient un sillon transversal placé plus bas du côté de l'hypothèque et aussi plus accentué que dans les dessins de Stein et de Butschli : ce ne sont là assez vraisemblablement que des variations sans grande importance.

Voici maintenant sans modification la reproduction de nos anciennes notes sur cette espèce.

« *Le corps a un contour globuleux ou elliptique ; le sillon annulaire ou transversal est situé au dernier tiers inférieur* (Pl. VI, Fig. 1-6) ; *à l'endroit d'insertion des flagellums, il existe une dépression plus ou moins prononcée* (Pl. VI, Fig. 3) ; *le sillon transversal aboutit dans cette dépression, ainsi qu'un second sillon postérieur, qui est perpendiculaire au précédent.*

Il existe un blépharoplaste assez gros qu'on peut mettre en évidence de plusieurs façons : il se colore bien par le bleu de Löfler : ce blépharoplaste comprend un gros amas chromatique ou plusieurs (Pl. VI, Fig. 1-3) ; *il se trouve dans la dépression qui se trouve à l'intersection des deux sillons ; l'un des flagellums est inclus dans le sillon annulaire : il entoure le corps par conséquent ; son mouvement consiste en une suite d'ondulations analogues à celles d'un serpent ;*

le second flagellum est traîné à l'arrière. Chaque flagellum se compose d'un filet chromatique axial muni d'une gaine incolore.

La membrane a une épaisseur variable ; on a tous les intermédiaires entre une paroi épaisse formant une coque et une membrane mince réduite à une pellicule.

Nous avons parfois retrouvé à la face interne de cette membrane de petites plages chromatiques analogues à celles que nous avons signalées chez les Euglènes, les Vacuolaria, *etc... leur présence est sans doute comme chez ces derniers en rapport avec la sécrétion d'un mucus gélatineux.*

La dimension des individus varie dans de larges limites, ce qui contribue à rendre très difficile la détermination spécifique.

L'intérieur du corps renferme un grand nombre de phéoleucites discoïdes situés au voisinage de la membrane ; de nombreux grains d'amidon se trouvent dans les mailles du protoplasma dont la structure paraît aussi réticulaire ou alvéolaire dans les préparations (Pl. VI, Fig. 5-6).

Le noyau présente, dans cette espèce, des caractères fort intéressants ; son volume est considérable par rapport à la dimension du corps : sa forme est celle d'un biscuit orienté perpendiculairement au sillon annulaire ; la longueur dépasse parfois 25 μ *sur une largeur de* 10 μ *environ* (Pl. VI, Fig. 5-13).

En examinant ce noyau soit sur le vivant, soit après l'action des réactifs, nous avions pensé tout d'abord qu'il avait été envahi par un parasite ; on avait l'impression que sa masse était formée de gros bâtonnets entremêlés.

Nous avons fini par reconnaître qu'il s'agissait de sa structure normale et que cette apparence était due à un gros cordon pelotonné irrégulièrement ; le diamètre de ce spirème dépasse 1 μ (Pl. VI, Fig. 5-6).

D'après certaines préparations, il semble que ce boyau nucléinien a une sorte de paroi limitant un contenu homogène ; cette disposition est surtout apparente lorsque le noyau se présente en section optique.

Il nous est impossible de dire si ce spirème est continu ou formé de segments distincts.

Ce noyau renferme un nucléole qui occupe en général une position excentrique ; quelquefois, il en existe deux ou trois ayant la même situation au voisinage de la surface (Pl. VI, Fig. 5-6).

Il était intéressant de rechercher comment ces noyaux qui ont une structure si spéciale se comportent au moment de la division.

La bipartition du corps se produit sous la coque ; le protoplasma se trouve séparé de la membrane par un intervalle qui va s'accroissant jusqu'à la fin de la division ; il se recouvre en même temps d'une pellicule qui deviendra la membrane des deux cellules-filles.

Le noyau, lorsqu'on l'étudie sur des individus fixés et colorés est séparé du protoplasma par un intervalle incolore plus ou moins large ; on dirait qu'il est situé à l'intérieur d'une chambre ; cette disposition est due évidemment à la contraction plus grande du nucléoplasme sous l'action de l'agent fixateur ; cet aspect se voit également pendant la bipartition.

A la prophase, le noyau qui a conservé son orientation et sa forme en biscuit, s'allonge en augmentant de volume : on voit alors souvent deux nucléoles. La structure n'a pas subi de modification ; le boyau nucléinien se voit avec netteté ; les segments du peloton sont moins entremêlés à la métaphase ; ils tendent à devenir parallèles. Les deux nucléoles ont disparu (Pl. VI, Fig. 13).

Le biscuit nucléaire s'étrangle simplement en son milieu, sans étirement et les deux noyaux se trouvent ainsi isolés à l'anaphase sans modification d'aspect ; les segments du cordon sont alors plus ou moins parallèles (Pl. V, Fig. 14).

Chaque noyau prend alors une forme sphérique et les chromospires se pelotonnent en un nouveau spirème (Pl. VI, Fig. 13-17).

La nouvelle membrane qui recouvrait le protoplasme

s'étend suivant le plan de séparation des deux cellules : mais la division nucléaire est parfois terminée depuis quelque temps déjà, alors que la séparation des deux cellules-filles ne fait que commencer : cette séparation sur certains individus n'est jamais complète. Il en résulte des embryons doubles d'aspect plus ou moins anormal et qui pourraient facilement être confondus avec des cellules en copulation (Pl. VI, Fig 14-15).

Entre la coque et les deux embryons provenant de la bipartition, on remarque parfois une couche gélatineuse à stries concentriques (Pl. VI, Fig. 16-18). *Nous avons ainsi l'explication de l'intervalle incolore qui sépare la cellule en division de sa coque ; il n'y a pas une condensation du protoplasma de la cellule-mère amenant une diminution de volume : c'est la cellule-mère qui sécrétant du mucus gélatineux repousse ainsi à distance la coque et va en provoquer la rupture.*

Les embryons provenant de la bipartition de la cellule-mère n'ont pas l'apparence de Péridiniens ; ce sont des cellules à contour ovale ou elliptiques à surface lisse, sans aucune trace de sillon ; le diamètre moyen est de 40 µ *sur* 20 µ (Pl. VI, Fig. 16).

La membrane de ces embryons est assez épaisse ; comme la cellule-mère, ils renferment des phéoleucites et de l'amidon ; à l'une des extrémités, on voit un large espace incolore ; il correspond à la position du noyau ; ce noyau, comme celui des individus ordinaires montre les replis du spirème sous la forme de bâtonnets entremêlés.

On rencontre dans les cultures un certain nombre de ces embryons en voie de transformation ; le contour devient irrégulier : les traces du sillon annulaire apparaissent ; le corps s'arrondit à l'extrémité postérieure. Le noyau a passé par un état de condensation où le diamètre ne dépasse guère 8 *à* 10 µ ; *à ce moment, la structure paraît alvéolaire ou réticulaire ; mais ce nouvel aspect est simplement dû à un pelotonnement plus serré du spirème. Ces noyaux sont le plus souvent situés au pôle antérieur, non loin de la surface ; ils possèdent un petit nucléole superficiel.*

Le sillon annulaire s'accuse de plus en plus et le Péridinien va prendre sa forme ordinaire : à ce moment, le noyau augmente de volume ; son contour devient elliptique et il vient se placer au milieu du corps, perpendiculairement au sillon annulaire ; les replis du spirème se sont dégagés et ils apparaissent nettement.

Ces embryons ont une longueur de 30 µ *sur* 22 µ ; *le noyau a une longueur de* 12 µ *sur une largeur de* 7 *à* 8 µ.

Nous avons rencontré un certain nombre de ces embryons qui avaient subi une sorte d'enkystement à ce stade de la transformation (Pl. VI, Fig. 20-21) ; *à l'extérieur se voyait la membrane ordinaire, avec l'indication du sillon et au-dessous une couche gélatineuse épaisse, à stries concentriques entourait directement le protoplasma. Le noyau dans ces sortes d'embryons était encore à sa période de condensation et il occupait l'un des pôles.*

Nous mentionnerons encore l'existence dans nos cultures de certains embryons à forme allongée ovale, à membrane mince, rigide ; ils présentent à l'un des pôles une sorte de sillon triangulaire qui s'avance jusqu'au milieu du corps ; le noyau qui a la structure condensée réticulaire occupe une position variable ; ces embryons ne constituent très probablement qu'une simple variété des précédents.

Les détails qui précèdent montrent quelle est la variété des individus d'une même culture ; les cellules-mères elles-mêmes varient de grosseur et il en résulte des différences dans la taille des embryons et de leurs produits.

Le protoplasma renferme parfois un gros globule d'aspect oléagineux coloré en jaune rougeâtre ou en rouge ; on rencontre aussi de ces globules d'hématochrome à l'intérieur de certains embryons ; ces corpuscules n'occupent pas une position déterminée à l'intérieur du corps.

L'enkystement des Péridiniens est toujours assez difficile à observer ; nous avons obtenu cependant quelques kystes dans nos cultures et nous avons pu les attribuer à cette espèce, grâce à la structure du noyau (Pl. VI, Fig. 19).

Le phénomène se produit sur de gros individus qui s'arrondissent en sphère : ces sphères ont un diamètre de 30 à 35 µ. Le protoplasma se recouvre directement d'une couche épaisse, gélatineuse, à stries concentriques, à laquelle succède plus intérieurement une endospore ; la membrane ordinaire de la cellule se trouve abandonnée à la surface du kyste.

Au début de la formation du kyste, on peut encore apercevoir facilement à l'intérieur les phéoleucites, les grains d'amidon et le gros noyau avec son spirème ; plus tard, la coque du kyste prend une couleur brune ou noire et il faudrait des coupes en série pour se rendre compte des modifications intérieures.

A cette description ancienne, nous n'avons rien à changer ce qui peut paraître assez surprenant : si, parmi les formations cellulaires, nous ne signalons que les chromatophores et l'amidon, c'est parce que l'usage des colorants vitaux ne servait pas encore à délimiter les propriétés du vacuome et que nous n'avions pas jugé à l'époque devoir utiliser l'acide osmique pour caractériser les liposomes et étudier la répartition des globules oléagineux.

Notre but était l'étude du noyau et de sa division : on conviendra que les résultats obtenus n'étaient pas sans valeur, puisqu'ils concordent avec ceux qui ont été fournis par l'examen d'une préparation due au professeur Hovasse et faite avec tous les perfectionnements de la technique moderne : elle concerne un *Glenodinium* voisin du *G. cinctum*, sinon identique. Si, dans la description qui va suivre, nous ne précisons pas davantage, c'est faute de n'avoir pas disposé d'un matériel vivant : c'est aussi surtout pour laisser à notre collègue et ami sa liberté complète d'appréciation.

2° *Glenodinium de Hovasse.*

La description de cette espèce et les dessins qui l'accompagnent ont été faits à l'aide d'une préparation unique qui

nous a été aimablement communiquée par notre collègue Hovasse, professeur à la Faculté des sciences de Clermont-Ferrand. Celui-ci nous a autorisé à utiliser cette préparation à notre gré : les renseignements qu'elle a fournis nous ont été précieux, mais nous sommes seul responsable de leur interprétation,

Cette espèce ressemble d'assez près au *G. cinctum* ; mais ne l'ayant pas observée à l'état vivant, nous attendons d'être fixé plus complètement à son sujet, pour réunir les deux formes s'il y a lieu.

Le sillon transversal est presque médian et très prononcé: toutefois, en y regardant de près, on s'aperçoit que l'hypothèque est sensiblement moins développée que l'épithèque : toutes les deux sont arrondies, de telle sorte que l'ensemble se présente comme deux demi-cercles séparés par le sillon équatorial.

Sous la membrane, se trouve une couronne de chromatophores : le cytoplasme s'étend de là jusqu'au noyau en mailles rayonnantes ; ces mailles sont, comme chez les autres Péridiniens, dues aux enclaves dont nous n'avions pas la possibilité d'étudier la nature exacte ; il a été de même des flagelles et pour la même raison : mais, parmi les enclaves, il n'est pas douteux que l'on y trouve amidon et liposomes.

Un certain nombre d'individus étaient contaminés par des germes endogènes dont la présence avait déjà été reconnue par Stein dans cette espèce et qui étaient considérés par ce savant comme des organes de reproduction. Il est à peine besoin de rappeler que nous avons reconnu le premier la nature parasitaire de tous ces germes endogènes si répandus chez les organismes inférieurs et dont la plupart appartiennent au genre *Sphaerita* ou au genre *Olpidium*.

Dans la préparation qui a servi à cette description, les germes endogènes se montraient situés dans une sorte de chambre due à l'action du fixateur, car à l'état vivant, le

parasite est en contact avec le cytoplasme de l'hôte : la plupart de ces sphères parasites avaient un diamètre de 8 à 10 μ, un cytoplasme homogène dense et un noyau central : quelques-uns de ces germes avaient leur contenu fragmenté en spores (Pl. VII, Fig. 13-14).

Il ne saurait être question ici de déterminer si ces germes appartiennent au genre *Sphaerita* ou au genre *Olpidium* ; nous avons rencontré autrefois sur un Péridinien déterminé comme *G. pulvisculus* de ces sphères parasites dont nous avons suivi tout le développement : il s'agissait d'un *Olpidium* nouveau dont les germes étaient parfois au nombre de quatre ou cinq dans le même hôte ; cet *Olpidium* fournissait des zoospores par milliers et la culture qui comprenait des individus actifs et des kystes fut détruite en quelques jours d'autant plus qu'elle était attaquée par un second parasite le *Chytridium globosum.*

Ce *Glenodinium* est donc destiné par suite de la rapidité avec laquelle il se reproduit à devenir la proie de dangereux parasites appartenant surtout à la famille des Chytridinées.

Le mode de multiplication actif d'un organisme facilite singulièrement l'étude du noyau et des mitoses ; assez souvent, pour rencontrer un noyau en division, il faut examiner des milliers d'individus : ici, avec l'unique préparation du professeur Hovasse qui renfermait, il est vrai, de très nombreux exemplaires, il nous a été possible de donner la description qui va suivre et qui complétait heureusement ce que nous avions vu chez d'autres espèces.

Le noyau à l'état quiescent ne paraît renfermer que des sphérules chromatiques correspondant à des chromomères : ceux-ci sont probablement déjà orientés en cordon, car plus tard quand ils se fusionnent en vue de la division, ils forment des bâtonnets et des filaments ; la transformation se fait alors que le noyau prend la forme d'un biscuit à contour elliptique dont le plus grand axe atteint souvent une longueur de 15 à 17 μ sur une largeur de 6 à 8 μ ; na-

turellement, il se présente parfois en section, ce qui a pour résultat d'en modifier les contours (Pl. VII, Fig. 1-11).

On n'a pas l'impression qu'il existe une véritable membrane nucléaire ; dans le nucléoplasme homogène, très légèrement teinté, on aperçoit un cordon noir ou spirème dont il est difficile de dire s'il est segmenté, ou continu. On aperçoit bien, selon les cas, un aspect de bâtonnets très rapprochés les uns des autres, mais fréquemment aussi on distingue des cordons s'étendant sur une assez grande longueur : ces cordons, de même diamètre que les bâtonnets sont tantôt enroulés en hélice perpendiculairement au grand axe du noyau, tantôt parallèles à ce grand axe ou obliques : assez souvent, ils s'entrecroisent, en des points différents du noyau ou même se montrent par leur extrémité, ce qui donne l'apparence de bâtonnets ou même de sphérules (Pl. VII, Fig. 3-5).

On peut dire qu'un spirème en cordon continu pourrait donner lieu à ces différents aspects, mais nous pensons qu'il s'agit en réalité de fragments séparés, parfois très longs (Pl. VII, Fig. 3).

A la surface de ce noyau, on rencontre assez souvent un nucléole de couleur noire foncée, qui est inclus à la surface du noyau dans une cavité du nucléoplasme ; il est situé vers l'extrémité de l'axe nucléaire soit du côté de l'hypothèque, souvent un peu obliquement (Pl. VII, Fig. 1, 6, 9).

Alors que dans le *Glenodinium cinctum*, il existe jusqu'à trois nucléoles distincts, on n'en trouve ici qu'un seul, du moins dans les conditions de notre observation.

On reconnaît que le noyau se prépare à la division au fait que le spirème montre plus distinctement ses bâtonnets ou ses chromospires, alors que le nucléole se rapproche de la partie médiane du biscuit nucléaire. Il est impossible de reconnaître un ordre, toujours le même à ce stade ; tout se passe en apparence comme si le cordon chromatique était enroulé d'une façon quelconque: en certains points, on dis-

tingue cinq ou six tours de l'enroulement qui sont parallèles : d'autres leur sont perpendiculaires ou obliques : tantôt, on peut les suivre sur une assez grande longueur et tantôt, on ne les aperçoit selon leur position qu'avec l'aspect de bâtonnets ou de sphérules (Pl. VII, Fig. 1-11).

Il nous paraît complètement impossible que la division chez ce Péridinien comporte, comme dans une mitose ordinaire une division longitudinale du cordon chromatique ou de ses chromosomes, avec une répartition de chaque moitié à chacun des noyaux frères ; tous les replis du cordon sont trop entremêlés, trop intriqués les uns dans les autres pour qu'on puisse songer à une répartition égale des deux moitiés de ce cordon. Il est possible que les chromomères de ce cordon se multiplient par une bipartition parallèle à l'axe, ce qui produirait un dédoublement, mais il est tout aussi vraisemblable que la bipartition soit perpendiculaire à l'axe, amenant ainsi un allongement, mais le problème, pour être résolu exigera encore beaucoup d'efforts.

Pour l'instant, il faut simplement constater que le biscuit nucléaire se sépare en deux moitiés à peu près égales avec ses bâtonnets, ses tortillons, ses chromospires, ce qui est un caractère de l'haplomitose, telle que nous l'avons décrite autrefois chez les Eugléniens.

Le nucléole, comme les Eugléniens, joue un rôle, au cours de la mitose : mais il est moins actif, ce qui est dû sans doute à sa position. Dans une Euglène, le nucléole est central : ici, le nucléole est superficiel dans le noyau au repos : son rôle directeur en est diminué : ce n'est plus autour de lui comme centre que s'enrouleront les chromospires à l'anaphase.

L'unique cas de ce stade observé n'a pas permis de suivre de plus près le comportement du nucléole depuis le moment où il a quitté sa position de l'état de repos jusqu'au stade final de sa séparation en deux où il reprend sa situation excentrique habituelle.

Mais si un certain nombre de chromospires sont parallèles à l'axe nucléaire, il en est beaucoup d'autres qui s'orientent déjà de façon variable dans chacun des noyaux-frères.

Dans cet exemple (Pl. VII, Fig. 12), on voit que la division du noyau est à peu près terminée alors que celle du corps ne fait que commencer ; celle-ci est longitudinale, alors que l'axe de la division nucléaire est oblique, l'échancrure de séparation est plus profonde du côté de l'hypothèque, celle de l'épithèque est à peine commencée.

Telles sont les observations que nous avons faites sur cette espèce de Péridinien : elles ne permettent pas de considérer la division de son noyau comme une mitose ordinaire ; elle a, par contre une ressemblance très grande avec l'haplomitose des Eugléniens.

Quelques remarques sont nécessaires au sujet de la signification des aspects présentés par le noyau soit à l'état de repos, soit pendant l'haplomitose.

Il est difficile de dire si les corpuscules chromatiques renfermés dans le noyau quiescent sont disposés sans ordre et correspondent à des chromomères indépendants : toujours est-il qu'ils semblent perdre leur individualité de très bonne heure, car dans la plupart des noyaux, on distingue des segments chromatiques homogènes qui s'entrecroisent dans toutes les directions et donnent l'impression d'un cordon continu. Cette impression est singulièrement renforcée, lorsqu'on arrive à suivre, ce qui n'est pas rare, ce cordon chromatique s'enroulant en plusieurs tours de spire, sans aucune trace de discontinuité (Pl. VII, Fig. 3-5) ; ce cordon est homogène : les chromomères, s'ils ont existé à un certain moment, ont donc fusionné se comportant différemment des mêmes éléments chez l'*Oxyrrhis* et le *Gymnodinium fucorum*.

Si le cordon chromatique doit se dédoubler longitudinalement, c'est sans doute au moment où il présente des bandes parallèles très rapprochées dans l'enroulement ;

mais toute vérification semble devoir être difficile, sinon impossible.

Il en est de même de la fragmentation du spirème en segments et de leur nombre. La notion de chromosomes reste donc confuse et si le stade de métaphase paraît indiquer la présence de segments distincts, rien ne permet jusqu'ici de prévoir comment ils se réuniront plus tard en un nouveau spirème. Quant à une distribution en nombre égal des segments dédoublés longitudinalement, à chacun des pôles, nous y voyons une impossibilité absolue.

Retenons enfin le comportement du nucléole, tel qu'il ressort de son aspect à la métaphase.

3° *Peridinium cinctum* Ehr.

L'étude de cette espèce nous fournit à nouveau l'occasion de constater combien il est utile, au cours de ses observations journalières, de résumer sans tarder ce qui paraît intéressant et de l'accompagner de figures aussi nombreuses et aussi exactes que possible, alors même que le manuscrit devrait pour une raison ou pour une autre rester pendant une longue période dans les cartons.

Si nous n'avions rien publié jusqu'ici sur cette intéressante espèce, c'est que nos échantillons d'alors constituaient un mélange de formes très variées, les unes à carapace normale de *Peridinium*, les autres sans coque et sans ornement ; le corps lui-même était tantôt arrondi, tantôt à contour elliptique ; la grosseur variait également dans les plus larges limites. Si bien qu'il devenait impossible de décider pour chaque individu s'il appartenait à un *Gymnodinium*, à un *Glenodinium* ou à un *Peridinium*.

La difficulté venait de ce que les *Peridinium* ont un cycle qui passe par des stades qui rappellent à s'y tromper les *Gymnodinium* et les *Glenodinium*.

Le problème semblait insoluble, avec une culture de formes ainsi confondues.

Néanmoins, persuadé que le type nucléaire pouvait avoir une valeur pratique en systématique, nous examinions pour chacun des individus la structure de son noyau et c'est ainsi que nous découvrîmes deux manières d'être très différentes de cet élément essentiel de la cellule : dans l'un, le noyau était représenté avec une structure homogène ou finement granuleuse ; dans l'autre, le noyau se montrait constitué par un gros boyau enroulé sur lui-même.

La première disposition se rencontrait, sans aucune exception, dans les *Peridinium cinctum* munis de leur carapace, tandis que la seconde ne s'y trouvait jamais : c'est alors que, dans un premier triage, nous fûmes conduit à séparer en deux lots les dessins relatifs au noyau.

Sans doute, le caractère de la structure du noyau que nous faisons intervenir ici, faute de mieux, prête à discussion, parce que cette structure peut se montrer différente d'aspect, dans une même espèce, selon le fixateur employé.

Mais dans le cas particulier qui se pose, les différences observées paraissaient ne pas devoir être négligeables et cela d'autant plus qu'elles recevaient une confirmation partielle du côté des blépharoplastes : leur différenciation est poussée plus loin dans le *Peridinium cinctum* que chez les *Glenodinium*.

C'est dans ces conditions que nos descriptions anciennes du *Glenodinium cinctum* et du *Peridinium cinctum* ont été rédigées telles que nous les trouvons dans ce mémoire : si elles sont restées si longtemps inédites, c'est par suite de l'incertitude que nous conservions encore sur la valeur en systématique de la distinction proposée.

Aujourd'hui, tout doute a disparu à ce sujet comme on le verra plus loin ; mais il est intéressant de reproduire sans y changer un mot notre description ancienne du *P. cinctum*, comme nous l'avons fait précédemment pour le *Glenodinium cinctum* :

Le sillon annulaire entoure tout le corps ; il est très profond

ordinairement ; pour comprendre sa disposition, on peut supposer un boyau cylindrique entourant le corps et qui serait ouvert sur un tiers de sa surface externe.

La coque s'arrête suivant les bords du sillon qui se trouve ainsi limité par des sortes de crêtes ; celles-ci se colorent en bleu par l'hématoxyline et donnent l'impression de deux lignes parallèles dont la présence nous a intrigué pendant quelque temps.

Ces crêtes chromatiques existent aussi sur le sillon postérieur ; ce dernier, au départ du carrefour est d'abord étroit ; il va en s'évasant prenant l'aspect d'un entonnoir en section longitudinale.

Le blépharoplaste est un gros corpuscule chromatique dense ou formé d'un amas de granules ; il est allongé dans la direction du sillon postérieur ; il se continue, dans cette même direction par le flagellum d'arrière ; celui-ci d'abord assez gros, diminue de diamètre progressivement jusqu'à sa pointe ; ce flagellum est très long.

L'autre flagellum part également du blépharoplaste ; il contourne le corps à l'intérieur même du sillon annulaire ; on voit parfaitement qu'il est formé par un axe fin, chromatique, entouré d'une mince gaîne incolore ; il présente une série de replis et de courbures qui correspondent aux ondulations prises autrefois par Stein *pour le mouvement d'une couronne de cils.*

On s'explique moins la cause qui retient ce flagellum à l'intérieur de ce sillon annulaire en coupe optique, le flagellum forme un point noir, au centre du boyau : il ne touche donc pas à la surface même du corps ; aussi peut-on supposer que le flagellum est retenu dans le sillon par une sorte de mucus *; mais cette explication n'est pas complètement satisfaisante.*

Le noyau dans cette espèce a la forme d'un fromage : le diamètre est de 20 *à* 25 μ *; la hauteur de* 10 *à* 12 μ *; le nucléoplasme s'est toujours montré dense et homogène, contrairement à ce qui existe dans l'espèce précédente. La position de cet élément est également différente, il est situé dans la partie anté-*

rieure du corps et son grand axe est sensiblement parallèle au sillon annulaire. Le nucléole est unique : il est situé dans une sorte d'excavation au milieu de la base et en contact avec la surface. Le noyau, à cause de l'inégale contraction du protoplasme et du nucléoplasme semble entouré par une espace incolore.

Nous n'avons pas observé la formation des embryons dans cette espèce ; nous ignorons donc comment le noyau se divise : cependant nous avons rencontré un individu qui renfermait plusieurs germes parasites et dont le noyau s'était séparé en deux moitiés arrondies : celles-ci étaient encore réunies par un gros cordon chromatique ; on ne voyait aucune trace de spirème ou de chromosomes.

Nous avons examiné un certain nombre de cas d'enkystement : la cellule peut conserver sa forme : la cellule secrète une épaisse couche de gélatine avec stries concentriques qui repousse la coque à l'extérieur ; le protoplasma s'entoure d'une membrane. Ces kystes comprennent donc une endospore recouverte d'une épaisse exospore, le tout recouvert par les débris de la coque.

Le diamètre antéro-postérieur peut atteindre 70 µ ; la largeur 60 µ ; l'épaisseur 40 µ en y comprenant les membranes.

Les kystes beaucoup plus fréquemment sont sphériques mais la disposition des membranes est la même.

La paroi de ces kystes finit par prendre une couleur brune ou presque noire.

Ces kystes renferment de nombreux grains d'amidon. Nous ignorons comment se fait la germination.

Maintenant, nous sommes tout à fait à l'aise pour exprimer notre conviction sur la valeur du type nucléaire dans la distinction des genres *Glenodinium et Peridinium* après avoir examiné récemment une récolte qui ne comprenait cette fois que le *P. cinctum.*

Cet examen va nous permettre d'ajouter quelques détails qui compléteront notre ancienne description.

En ce qui concerne la morphologie de l'espèce, nous ren-

voyons le lecteur à l'important mémoire de M. Lefèvre qui a décrit en détail un grand nombre d'espèces appartenant à ce genre *Peridinium*.

Pour ce qui est du *P. cinctum* (U. F. M.). Ehrb., voici la diagnose qu'il en donne, loc. cit., p. 83-84 :

Cellule sphérique ou légèrement ovoïde, assez fortement aplatie dans le sens dorsiventral ; longueur 40-60 μ ; largeur 35-55 μ ; sillon transversal fortement helicoïdal ; sillon longitudinal empiétant beaucoup sur l'épithèque, s'élargissant souvent dans l'hypothèque (parfois très peu) sans atteindre le pôle antapical, la pénétration du sillon dans l'hypothèque étant très variable...

Plaques apicales à dissymétrie très marquée provoquée par l'inégalité constante des deux côtés supérieurs de la plaque en losange et par l'absence d'une apicale à droite du plan de symétrie ; ornementation très puissante formée d'aréolations en réseaux (mailles de filet) sutures pouvant devenir très larges, striées transversalement ; bords du sillon transversal parfois pourvus d'étroites franges hyalines ; chromatophores bruns, discoïdes, parfois dispersés et peu nombreux ».

Cette diagnose s'applique exactement aux individus provenant d'une récolte faite dans une petite mare ombragée de la forêt de Verrières : cette récolte renfermait en abondance des *Trachelomonas* et le curieux *Vacuolaria virescens*, mais le *Peridinium cinctum* était la seule espèce de ce groupe rencontrée dans cette récolte.

Nous l'avons conservée depuis le milieu de juin jusqu'au début de juillet et pu ainsi l'étudier à loisir et dans de bonnes conditions pour le but que nous poursuivions. Les individus, au moment de la récolte, étaient munis de leur coque et de ses plaques caractéristiques ; au bout de quelques jours, les Péridiniens, en assez grand nombre s'étaient débarrassés de leur coque et avaient donné des kystes à membrane plus ou moins épaisse.

Le problème qui nous intriguait si fort a pu être abordé

dans de bonnes conditions et nous avons constaté que les différences que nous avions observées autrefois dans la structure du noyau, avaient réellement la valeur que nous avions prévue. Dans le *Glenodinium cinctum*, le noyau renferme un spirème fragmenté ou non en chromospires ou chromosomes, alors que dans le *Peridinium cinctum*, le noyau ne montre que des chromomères très petits donnant souvent l'aspect d'une structure homogène.

Parmi les centaines de préparations examinées avec la récolte de Verrières, aucune n'a montré de boyau nucléinien dans le noyau, soit dans les individus en activité, soit dans les kystes aussi croyons-nous que la structure du noyau devra fournir un caractère important pour la distinction des deux genres *Glenodinium* et *Peridinium*. On devra maintenant rechercher si la différence que nous signalons dans la structure différente du noyau dans ces deux genres a une portée plus générale.

Revenons maintenant à la récolte de Verrières du *Peridinium cinctum* : sa morphologie générale est suffisamment connue, mais il n'en est pas de même de l'appareil *locomoteur* et du *noyau*.

Occupons-nous d'abord de l'appareil locomoteur.

1° *Appareil locomoteur.* — L'importance attachée au système neuromoteur des Flagellés par l'école de Kofoid et de ses élèves et dont on a pu avoir une idée dans le Mémoire de Hall sur l'*Oxyrrhis marina*, nous oblige à compléter notre ancienne description et surtout à fournir quelques figures d'explication.

Le flagelle transverse est bien inséré au carrefour des deux sillons sur un nodule chromatique où le flagelle longitudinal vient le rejoindre ; mais il est rare que ce second flagelle ne soit pas élargi au niveau de l'insertion : cet élargissement peut s'étendre jusqu'au bas du sillon longitudinal, presque jusqu'au moment où il devient libre à l'extérieur (Pl. VIII, Fig. 1-8).

On pourrait se demander si cet organe est comparable à celui qui est désigné sous le nom de *paradesmose* et sert de liaison chez plusieurs Flagellés entre deux blépharoplastes éloignés l'un de l'autre par un intervalle plus ou moins grand. L'idée pourrait être soutenue, mais elle exigerait que le second blépharoplaste fût placé au bas du sillon longitudinal et non dans le voisinage immédiat du premier.

Or, il semble que tel n'est pas le cas et que l'on peut trouver tous les passages entre un flagelle longitudinal se reliant de façon normale à un gros blépharoplaste unique situé au carrefour des deux sillons et la présence d'un élargissement chromatique s'étendant plus ou moins loin.

Quoiqu'il en soit, nous allons figurer les différents stades observés : Tout d'abord, on remarque que le second flagelle s'élargit progressivement à partir du haut en restant homogène et très chromatique (Pl. VIII, Fig. 1-3).

Puis l'élargissement, en progressant vers le bas commence à perdre son homogénéité : il devient granuleux (Pl. VIII, Fig. 4).

Dans la Fig. 5, Pl. VIII, le cordon ainsi formé a atteint sa longueur définitive ; au point d'attache avec le flagelle transverse, se trouve un gros blépharoplaste sous forme d'un nodule constitué par des granules chromatiques ; le cordon qui se continue vers le bas est lui-même finement granuleux.

Dans les autres exemples, on a différents aspects de ce cordon qui forme une sorte de tubercule à stries chromatiques irrégulières (Pl. VIII, 6-8).

En résumé, nos observations sur le système locomoteur de ce Peridinien, tendent à établir que les deux flagelles s'insèrent sur un même nodule provenant de la réunion de deux blépharoplastes. De ce nodule, se détache le flagelle transverse qui conserve sa structure ; le flagelle longitudinal par contre s'élargit jusqu'au moment où il quitte le corps. Il est vraisemblable que dans toute cette partie où il prend l'aspect d'un gros tubercule, la motilité n'existe plus :

cet organe qui est sans doute adhérent au sillon, assure une base solide de fixation à la partie mobile agissante.

1° *Le nucléome.* — Le noyau du P. *cinctum*, qu'il soit étudié dans les individus ayant conservé leur coque avec ses ornements ou chez ceux qui sont au stade gymnodinien ou glénodinien, se présente sensiblement avec la même orientation générale, le même aspect et la même structure : les dimensions seules varient dans une très large proportion, en rapport avec celles des cellules elles-mêmes.

La forme générale est celle d'un biscuit dont la longueur peut dépasser 25 μ sur une largeur de 8 à 10 μ, alors que chez les petits individus, la longueur elle-même ne dépasse pas 9 à 10 μ, sur 5 μ de largeur (Pl. VIII, Fig. 2, 3, 6, 7, 8, 10-12).

Ce noyau est disposé en général suivant l'axe longitudinal et plus ou moins obliquement ; assez rarement, nous l'avons vu se placer presque parallèlement au sillon transversal (Pl. VIII, Fig. 7).

Deux parties sont à considérer dans ces noyaux : l'élément essentiel est constitué comme chez les autres Péridiniens par les chromomères ; mais ici ces chromomères ne dépassent pas 1 μ ; ils sont rapprochés les uns des autres étroitement, de telle sorte qu'il faut des préparations très réussies pour les apercevoir. On ne saurait, dans ces conditions, parler de spirème, de chromosomes, ou même de simples chromospires.

Il n'existe donc aucune difficulté pour distinguer ce type nucléaire de celui des *Glenodinium*.

On est autorisé à croire cependant qu'il se rapproche de celui des *Ceratium* et que, au cours de la division, les chromomères peuvent affecter une disposition en fines chaînettes : en somme, le type nucléaire du *Peridinium cinctum* rappelle celui de l'*Oxyrrhis marina*.

On sait combien il est difficile de distinguer les espèces de *Glenodinium* de celles qui appartiennent au genre *Peri-*

dinium : toutes ont un développement semblable et peuvent passer par les mêmes stades. Selon Lefèvre, « les caractères différentiels les plus apparents sont pour les *Glenodinium*, la moindre visibilité des sutures, l'absence presque totale d'ornementation (surtout d'épines et de dents), la présence fréquente d'un stigma. Les *Peridinium* se distinguent par leur membrane habituellement épaisse, par leurs sutures nettes et souvent striées, par leur ornementation et par l'absence totale de tache oculaire sauf peut-être chez *P. quadridens* » *loc. cit.*, p. 63.

On comprend notre grand embarras quand, dans nos observations anciennes, nous nous sommes trouvé en face d'une récolte comprenant un *Glenodinium* mélangé à un *Peridinium* ; ce n'est que progressivement que l'idée s'est fait jour d'une distinction à faire d'après la structure des noyaux ; mais il a fallu arriver jusqu'à ce moment pour entrevoir la possibilité du parti à tirer de cette conception et d'en commencer une application pratique.

En ce qui concerne les *Glenodinium*, nous disposons déjà du *G. cinctum* ; son type de division nucléaire est très net et se retrouve dans le *Glenodinium* de Hovasse avec des caractères identiques : maintenant qu'on est prévenu, il sera facile de le généraliser s'il y a lieu, comme il est à prévoir.

Pour ce qui est du genre *Péridinium*, nous sommes moins avancé puisque le type que nous connaissons ne s'applique encore qu'à une seule espèce, mais cette espèce est l'une des plus représentatives du genre.

Il y a donc lieu d'insister sur ce type nucléaire du *Peridinium cinctum*.

Butschli, à propos du *Peridinium divergens*, nous donne (Fig. 9 *c* et 9 *d*) deux figures d'un noyau d'apparence striée et cette apparence ne peut guère être attribuée qu'à une orientation spiralée des chromomères (1).

(1) Butschli, *Protozoa*, 1882, Pl. LII, fig. 9 *c* et 9 *d*.

Le noyau du *Peridinium cinctum*, s'il ne nous a pas permis de voir nettement une striation analogue et qui existait sans doute, se montre favorable à une étude des nucléoles qui sont très chromatiques et dont le nombre varie de un à quatre (Pl. VIII, Fig. 8, 11, 12).

Nous avons vu parfois, surtout il semble dans les gros individus, la substance nucléolaire condensée vers le milieu du noyau, tout au contact de la surface ; plus souvent, cette substance était répartie entre des nucléoles plus petits mais également situés en surface : leur position n'avait rien de constant.

On connaît l'activité des nucléoles dans l'haplomitose qu'il s'agisse des Eugléniens ou des Péridiniens ; il aurait été intéressant de suivre chez le *Peridinium cinctum* le comportement de ces éléments : l'absence de toute division dans la récolte et les cultures qui ont suivi n'a pas permis de résoudre la question des mitoses.

Le seul cas observé concernait dans nos observations anciennes un individu renfermant plusieurs germes endogènes et dont le noyau présentait deux moitiés encore réunies par un long cordon, le tout montrant une structure d'apparence homogène : il n'y avait là aucune indication utilisable pour l'interprétation d'une mitose normale.

La récolte du *Peridinium cinctum* provenant de la forêt de Verrières allait nous fournir l'occasion de jeter un coup d'œil sur les formations diverses du cytoplasme : *vacuome, plastidome, ergastome.*

3° *Le vacuome.* — Le vacuome des Péridiniens est resté jusqu'ici assez mal connu pour un certain nombre de raisons que Lefèvre, dans sa Monographie des Péridiniens nous a fait connaître (*loc. cit.*, p. 9).

Le vacuome des Péridiniens marins, d'après Schütt, serait assez compliqué : il comprendrait chez le *Peridinium divergens* une pusule en forme de sac, une pusule collectrice de grande dimension, recevant le contenu de petites vacuo-

les filles, enfin une vacuole accessoire : tout cet ensemble ferait partie de l'organisation normale. D'après Kofoid, il n'y aurait de fixe que la pusule sac et la pusule collectrice.

Pierre Dangeard n'est pas arrivé à retrouver ces organes chez le *Ceratium tripos* et Lefèvre n'a pas été plus heureux dans ses recherches sur différentes espèces d'eau douce, même en utilisant la méthode des colorations vitales. Toutefois, il signale chez le *Gymnodinium mirabile* 100 à 150 petites vacuoles sphériques sensiblement égales et disséminées dans toute la masse du cytoplasme. Chez *Peridinium cinctum* et *P. bipes*, les vacuoles sont moins nombreuses et de volume assez différent.

Nos observations sur le *Peridinium cinctum* n'apportent aucun renseignement nouveau : une seule fois, nous avons réussi à faire pénétrer le bleu de crésyl dans la cellule : une douzaine de vacuoles ont pris alors une belle couleur rouge : elles étaient disposées en couronne sous la couche des phéoplastes et de l'amidon (Pl. VIII, Fig. 10).

En somme, ce sont des expériences à recommencer : il faudra bien arriver à savoir si le vacuome existe dans la cellule de ces *Peridinium* avec ses propriétés normales ou si l'insuccès des colorations vitales est due à l'imperméabilité ordinaire de la coque : mais cette dernière hypothèse est peu vraisemblable puisque le bleu de crésyl colore la couronne de granulations connues sous le nom de système mucifère (Pl. VII, Fig. 24).

4° *Le plastidome.* — Cette formation est bien connue chez les Péridiniens à nutrition holophytique comme le *Peridinium cinctum* : elle est constituée par des phéoplastes sphériques ou discoïdes, parfois allongés en bâtonnets comme c'est le cas chez le *P. cinctum* ; ils forment dans cette espèce une couche en surface, sans pénétrer ordinairement en profondeur. Il n'en est pas de même de l'amidon ; celui-ci n'imprègne pas les plastes : les grains d'amidon, de forme variable, sont indépendants des plastes ; quelques-uns

peuvent s'intercaler entre ceux-ci, mais le plus souvent, ils sont disposés au-dessous en une assise qui nous a paru fréquemment unique (Pl. VII, Fig. 21-24 : Pl. VIII, Fig. 9-11).

Cette assise, après enlèvement de la chlorophylle par l'alcool et action de l'iode se montre parfois interrompue dans certaines portions de son contour ; nous attribuons cette disposition au fait qu'en ces points le noyau touche à la membrane, déterminant ainsi une discontinuité dans la couronne des phéoplastes et l'assise des grains d'amidon.

Quoiqu'il en soit, il est un détail sur lequel les auteurs n'insistent pas assez : alors qu'en règle générale, on admet que la production d'amidon a toujours lieu à l'intérieur de plastes, il n'en est pas de même comme on le sait chez un certain nombre d'organismes inférieurs par exemple les Crytomonadinées, les Péridiniens, etc. : quand il existe des plastes, leurs relations avec les grains d'amidon restent encore assez obscures.

5° *L'ergastome.* — Cette formation est bien développée chez le *Peridinium cinctum* et elle est facile à mettre en évidence par l'acide osmique ou en utilisant d'autres méthodes : on arrive même à la voir sur le vivant sans l'aide d'aucun réactif (Pl. VII, Fig. 21-24 : Pl. VIII, Fig. 10-11).

La répartition des liposomes et des globules d'huile varie selon les individus. Parfois, il n'existe dans la cellule que de petites sphérules réfringentes entremêlées dans le cytoplasme avec les chromatophores bruns et les grains d'amidon ; sur d'autres individus, il s'est produit une fusion des liposomes en corpuscules plus gros, moins nombreux, d'un diamètre de 3 à 4 μ ; enfin on rencontre fréquemment des cas où à la suite de nouvelles fusions, le nombre des globules d'huile est réduit à une demi-douzaine environ ; les uns sont en surface avec les plastes, les autres sont en profondeur.

Plusieurs fois, nous avons remarqué la présence d'un gros corpuscule à contour irrégulier, d'un diamètre moyen de 10 μ qui s'est coloré en vert soit par le bleu de crésyl, soit

par le bleu de Löfler employé à la façon d'un colorant vital : il était accompagné d'un nombre variable de globules oléagineux plus petits. Nous avons été intrigué tout d'abord par cette coloration verte due soit au bleu de crésyl soit au bleu de Löfler ; puis nous nous sommes vite rappelé nos anciennes observations sur le transport des pigments ou de certains colorants sur les globules d'huile dans certaines conditions, lorsque par exemple la vitalité des individus diminue.

En consultant notre Mémoire sur l'*Apistonema submarinum* (*Le Botaniste*, XXVI, 1934, 261-346), on y verra que dès le mois de mai 1932, nous avions montré que dans un *Chromulina* des sphérules se colorent en vert, lors de l'emploi du bleu de crésyl, alors que le vacuome prend une coloration bleue, *loc. cit.*, p. 292.

On lira également dans ce même travail les causes du verdissement des liposomes avec tous les développements se rapportant à la question ; voici les principales conclusions : « La coloration verte des liposomes s'obtient dans l'*Apistonema* 1° par l'alcool ; 2° par le formol avec *réaction instantanée* ; 3° elle a lieu également avec le Soudan III et le Scharlach avant la *coloration rouge ultérieure* ; 4° elle se produit aussi lors de l'emploi du bleu de Crésyl et du rouge neutre en solution aqueuse pour la *distinction du vacuome* ; 5° avec l'acide sulfurique *loc. cit.*, p. 298.

Suivent des considérations générales sur ces propriétés de transport de pigments d'un élément à l'autre, dans la cellule chez différents groupes d'algues ; elles ont été ensuite appliquées à l'*Himantidium pectinale* et aujourd'hui elles se retrouvent pour nous expliquer cette coloration verte des globules oléagineux chez le *Peridinium cinctum.*

Mais nous pouvons aller plus loin : on sait que chez plusieurs espèces de Péridiniens on observe parfois des corpuscules rougeâtres ou jaunâtres de grosseur variable : il faut peut être les envisager comme un cas particulier des précédents où l'huile adsorbe le pigment colorant, phycopyrine

ou péridinine, associés suivant Schült à la chlorophylle : la cause du transport tiendrait vraisemblablement à une diminution passagère ou durable de la vitalité.

Suivant Lefèvre, *loc. cit.*, p. 14 « les matières huileuses de réserve chez les Péridiniens se présentent sous l'aspect de taches ou de globules très différents de volume et de forme. Leur teinte varie du rouge vif au jaune d'or. La présence des matières jaunes est très fréquente chez les Péridiniens d'eau douce. Celle des matières rouges est au contraire rare chez les individus en état de mouvement. Par contre, les kystes de repos de nombreuses espèces (*Peridinium bipes*, *Peridinium Lomnickii* présentent presque tous une magnifique tache d'un rouge brillant ».

Nos observations sur le *Peridinium cinctum*, en complétant cette description, sont de nature aussi à fournir une explication de la teinte jaune ou rouge présentée par les globules oléagineux dans certaines espèces.

4° *Le Discodinium Poucheti nov. g., nov. sp.*

Cette espèce a été rencontrée, à la fin de juillet 1938, dans un bac du Laboratoire maritime de Roscoff qui recevait un filet d'eau projeté d'assez haut et assurant par conséquent une forte aération.

Dans ces conditions, une mousse jaunâtre formée principalement d'*Ectocarpus* s'était développée sur les parois, au voisinage de la surface : dans cette mousse, le Péridinien étudié ici se trouvait en nombreux individus.

Malheureusement étant à la veille du départ, l'examen des individus vivants fut très sommaire et par suite insuffisant : par contre, nous avons disposé de nombreux individus fixés qui ont pu être étudiés à loisir et ont fourni des résultats intéressants. Des milliers d'individus sont passés sous nos yeux après avoir subi l'action de nombreux réactifs ; ils ont fourni d'intéressants renseignements sur la structure de l'espèce, en particulier sur le noyau et son

mode de division, sur le développement des embryons dans les kystes et aussi sur la présence d'un germe endogène très curieux et n'ayant rien à voir avec les parasites ordinaires des Péridiniens que nous avons fait connaître autrefois et qui appartiennent à la famille des Chytridiacées.

1° *Morphologie générale.* — Ce Péridinien n'est pas sans analogie avec certaines espèces appartenant au genre *Glenodinium* et en particulier avec le *G. obliquum* Pouchet qui a été signalé en Méditerranée, aussi sur les côtes de Bretagne et d'Angleterre et pour lequel on indique un chromatophore brun, un stigma parfois présent, sans indication de la grosseur du corps (Voir, Rabenhorst Kryptogamen-Flora, *Dinoflagellata* de J. Schiller, Bd. X).

L'espèce rencontrée à Roscoff n'est sans doute pas rare et bien que ses caractères ne correspondent que d'assez loin à ceux du *Glenodinium obliquum*, il est probable qu'une confusion a pu se produire. La chose n'a qu'une faible importance lorsqu'il ne s'agit que de la répartition géographique ; il en est tout autrement pour une espèce qui est sans doute destinée à tenir une place de premier plan dans la famille.

D'ailleurs, après avoir pris connaissance de l'espèce de Roscoff, on pourra juger des raisons qui nous ont conduit non seulement à créer une nouvelle espèce, mais aussi un genre nouveau.

L'organisation de ce Péridinien répond à un type aberrant et nous allons tout d'abord le décrire sans nous préoccuper de ses relations étroites avec celui des *Glenodinium* : ce n'est qu'après cet examen approfondi que la question d'équivalence entre les différentes parties du corps dans les deux types pourra être abordée fructueusement.

La membrane, dans ce Péridinien, est incolore et recouverte de petites ponctuations régulièrement distribuées sur la surface (Pl. IX, Fig. 1, 2) ; d'autre part, elle est traversée

dans son épaisseur par des lignes rapprochées qui correspondent comme chez beaucoup d'espèces d'organismes inférieurs à de fines perforations. Notons pour mémoire que des ponctuations semblables aux précédentes existent très fréquemment sur la coque de nombreuses espèces appartenant au genre *Peridinium*.

Le corps a la forme d'une lentille biconvexe, d'où le nom du genre : cette sorte de disque comprend donc une face ventrale et une face dorsale, un bord droit et un bord gauche. Les individus vus de face ont un contour plus ou moins sphérique avec un diamètre moyen de 30 à 40 μ (Pl. IX, Fig. 4). Après une rotation de 90°, l'aspect du corps devient lenticulaire et si les dimensions du grand axe se maintiennent entre 30 et 40 μ, la largeur descend d'entre 20 et 30 μ selon les individus.

Cette lentille est séparée en deux moitiés ou valves par un sillon annulaire qui longe les bords de cette lentille, en passant par les deux pôles, à l'un de ces pôles que nous désignerons sous le nom de pôle antérieur, l'échancrure qui s'y trouve, marque la profondeur du sillon ; à l'autre pôle qui sera le pôle postérieur, on observe une échancrure semblable, mais il s'y ajoute une dépression plus ou moins circulaire qui complique singulièrement l'interprétation (Pl. IX, Fig. 1-4).

La difficulté sera en partie résolue, si l'on réussit à voir ce dernier pôle, d'*en haut* : on constate alors que la dépression en forme d'ampoule se rattache à peu près perpendiculairement au sillon annulaire (Pl. IX, fig. 1).

Nous sommes déjà en mesure d'établir que les deux valves de la lentille ne sont pas semblables ; celle de gauche est celle qui porte la dépression, alors que l'autre en est dépourvue.

Si maintenant, nous considérons les deux positions les plus fréquentes de la lentille soumise à l'observation microscopique, c'est-à-dire à plat ou de profil, nous pourrons faire les observations suivantes.

1º Le corps est vu de face. Dans ce premier cas, le contour du corps est sphérique et il est bordé par le sillon annulaire dont on ne devrait apercevoir théoriquement qu'une moitié ; en réalité, il est fréquemment visible en entier sur une grande partie du contour, surtout en faisant varier le point ; il arrive même souvent que la continuité du canal puisse être vue nettement au pôle postérieur (Pl. IX, Fig. 4).

D'après ce que nous avons vu, précédemment, la dépression circulaire qui se trouve à ce pôle et forme une sorte de diverticule perpendiculaire sur le sillon annulaire se montre en avant ou en arrière, selon qu'il s'agit de la face gauche ou de la face droite ; ce diverticule peut même être plus ou moins incliné sur la gauche ou sur la droite, selon les variations de position de la lentille.

2º Nous arrivons ainsi au cas où la lentille est vue de profil ; le sillon annulaire est longitudinal et médian ; et les deux échancrures sont nettes surtout au pôle antérieur.

Au pôle postérieur, la dépression qui se rattache au sillon annulaire est nettement orientée à droite ou à gauche, selon la position de profil prise par la lentille (Pl. IX, Fig. 3).

Nous sommes maintenant en mesure de comprendre l'organisation de cette espèce dans ses rapports avec le schéma général d'un Péridinien et en particulier avec le type d'un *Glenodinium*, comme le *G. cinctum*.

Le sillon annulaire du *Discodinium* correspond au sillon transversal du *Glenodinium* ; la dépression polaire doit être comparée au sillon longitudinal ; la valve dans laquelle elle est creusée n'est autre chose que l'hypovalve, alors que la seconde valve représente l'épivalve de ce même *Glenodinium* ; le carrefour polaire où s'insèrent les deux flagelles occupe d'ordinaire chez les Péridiniens une position médiane.

On voit de suite que, malgré l'équivalence des différentes parties dans les deux types d'organisation, il est impossible d'y appliquer la même terminologie à moins de

la modifier complètement. Si nous avons constaté l'existence des deux flagelles dont l'un occupe sa place ordinaire dans le sillon annulaire, alors que l'autre qui est très long est libre, nous n'avons pu apercevoir ni les blépharoplastes, ni l'orientation du corps pendant ses rapides déplacements d'allure désordonnée.

Malgré ses lacunes notre travail permet d'envisager la création d'un nouveau genre pour une espèce qui est probablement commune et qui a pu être confondue parfois avec le *Glenodinium obliquum* de POUCHET.

Ce qui est particulièrement intéressant dans le genre *Discodinium* c'est que malgré son aspect ordinaire le corps est profondément dissymétrique ; il y a aussi à considérer le noyau qui présente, comme nous allons le voir maintenant, un type d'organisation admirable et d'étude facile. Nous avons eu, au cours de notre longue carrière scientifique, l'occasion de rencontrer et d'étudier le noyau à tous les degrés du règne végétal et même chez de nombreux Protozoaires : aucun cas de ceux que nous avons vus ne nous a autant frappé ; à lui seul, quand il sera encore mieux connu, il est susceptible d'ébranler ou de fortifier les théories les plus en vogue de l'histologie et de la génétique.

Les renseignements qui précèdent permettent de se rendre compte assez exactement des différences d'aspect que présente le pôle antérieur selon les positions de la lentille : il reste cependant un détail d'organisation dont la signification reste obscure. On aperçoit fréquemment à ce pôle antérieur une sorte de canal qui, après avoir contourné plus ou moins loin la dépression circulaire se prolonge quelque peu vers le bas pour disparaître ensuite : autant que nous avons pu en juger, ce canal est en communication avec le sillon annulaire (Pl. IX, Fig. 5-7).

De plus, sur quelques rares individus, on aperçoit, vers l'extrémité postérieure du corps, un élément en forme d'un gros bâtonnet, faisant partie de la coque ; il s'agit peut-

être d'une anomalie à origine inconnue, ou encore d'un vestige d'ancienne suture aujourd'hui disparue (Pl. IX, T, Fig. 16).

2° *Le nucléome.* — L'étude des noyaux est particulièrement captivante dans cette espèce, et ce qui en fait l'attrait, c'est qu'elle est réalisable aussi bien directement sans réactif que par l'emploi d'une technique savante.

Nous ne croyons pas qu'il y ait beaucoup d'organismes inférieurs qui possèdent un noyau aussi gros par rapport au volume de leur corps.

Ce noyau a la forme d'un long biscuit cylindrique, plus ou moins atténué aux extrémités, et souvent recourbé en croissant ; celui-ci d'un côté touche presque à la membrane et de l'autre côté, il entoure partiellement dans sa concavité le pyrénoïde ; son diamètre est de 8 à 10 µ sur une longueur de 25 à 40 µ environ (Pl. IX, Fig. 8-10).

Le noyau n'occupe pas toujours la même position ; ou bien il est parallèle à l'axe du corps, ou bien il se recourbe davantage en forme d'une corbeille reposant sur le fond ; celle-ci semble ainsi contenir le gros pyrénoïde.

On ne saurait guère, à notre avis, parler de membrane nucléaire mais seulement de simple pellicule ce qui est le cas chez beaucoup de Péridiniens. En effet, pour se faire une idée exacte de ce noyau, il faut toujours en venir à la comparaison d'un simple peloton de fil enroulé sur lui-même en divers sens. Ce spirème se montre ici, dans son état naturel, *complètement homogène* et dépourvu de *ciment intercalaire.* Alors que chez quelques Péridiniens, un spirème analogue est composé de chromomères distincts alignés en file, ici on ne voit rien de pareil et la substance est dépourvue de la moindre granulation. A la vérité, après colorations diverses, on a parfois l'impression d'une structure granuleuse du fil ; mais il s'agit, selon nous, d'une apparence trompeuse. D'autre part, nous sommes convaincu qu'on ne peut pas parler de chromosomes ou d'une fragmentation perceptible du spirème.

Les replis du spirème, non seulement se voient admirablement sur le vivant, mais aussi avec une action ménagée de beaucoup de réactifs comme l'osmium, l'iodure de potassium, le bleu de crésyl, etc. Il est bon de savoir que des colorations à l'hématoxyline ferrique, surtout si la coloration est tant soit peu intense, peut donner l'impression que le noyau est homogène, ce qui impliquerait une grave erreur. Cette coloration n'a guère d'avantage que pour mettre en évidence la présence d'un nucléole qui, sans cela, resterait inaperçu.

Ce nucléole est situé vers le milieu du noyau et reste toujours placé à la surface ; il s'est toujours montré dépourvu de structure et homogène ; sa forme est arrondie ou plus souvent allongée en bâtonnet. Quand on sait que le nucléole joue d'ordinaire un rôle dynamique d'orientation dans la division de beaucoup d'organismes intérieurs, il est à supposer que son action dans cette espèce n'est pas négligeable. Cependant, à certains indices, on peut penser que cette action directrice est fortement diminuée par rapport à ce qui existe dans l'haplomitose des Eugléniens et ailleurs (Pl. IX, Fig. 8-10, 13, 19, 20).

Dans la division, le noyau chez notre Péridinien ne présente pas d'axe nucléolaire : il est allongé en biscuit recourbé et celui-ci se coupe simplement en son milieu (Pl. X, Fig. 8, 13) sans cet étirement si caractéristique chez d'autres espèces et en particulier chez les Eugléniens. Ici, le nucléole est médian, superficiel : à l'approche de la division, il s'allonge en un bâtonnet qui se scinde en deux sur place, fournissant à chacun des nouveaux noyaux leur nucléole.

Dans le matériel fixé qui a servi pour cette étude, la division du noyau ne s'est jamais produite au stade d'activité, ainsi que la chose a été observée chez d'autres espèces : il y a simplement préparation à cette division par un allongement très notable du noyau qui atteint parfois 35 à 40 μ et se montre fortement concave.

Bien que nous ne puissions pas affirmer que la division

nucléaire ne se produit jamais au stade d'activité, nous ne l'avons jamais rencontrée que dans les kystes de telle sorte que pour avoir une idée plus complète de l'évolution nucléaire, nous devons aborder maintenant l'étude des kystes et le mode de formation des embryons.

Enkystement. — Parmi le matériel fixé et étudié ensuite soit directement, soit à l'aide de différentes méthodes, nous avons rencontré de nombreux kystes avec formation d'embryons (Pl. X).

Ces kystes étaient de grosseur variable, comme celle des individus qui leur avaient donné naissance : le diamètre était compris entre 30 et 40 μ.

La membrane comprenait une *exospore* de moyenne épaisseur doublée ordinairement d'une *endospore* plus ou moins épaisse à stries concentriques (Pl. X, Fig. 1).

Les kystes étaient sphériques et leur paroi se montrait dépourvue de tout ornement, ce qui conduit à supposer la disparition de la coque pendant l'enkystement. Le fait est fréquent d'ailleurs chez d'autres espèces de la famille, mais nous n'avons aucune preuve directe de cette expulsion de la membrane. On serait même tenté de penser que lors de la formation du kyste, c'est elle qui s'épaissit directement et se double d'une endospore gélatineuse striée concentriquement.

Quoi qu'il en soit, le corps, pendant l'enkystement, s'arrondit et devient plus ou moins sphérique ou elliptique ; le sillon annulaire a disparu ainsi que l'appareil d'insertion des flagelles, de sorte qu'il devient difficile d'établir nettement le sens de la division nucléaire qui va se produire lors de la formation des deux embryons.

Nous ne pouvons procéder pour essayer d'élucider ce point délicat que par comparaison avec la position du noyau au stade d'activité. Or, à ce stade, le noyau qui est, au début, parallèle au sillon annulaire, se recourbe progressivement de façon à lui devenir plus ou moins perpendiculaire ou oblique.

Cette position est celle qu'il conservera dans le kyste ; le noyau, en se fragmentant en son milieu, repartit chacun des noyaux fils à droite et à gauche, de telle sorte que la division du corps passera par les deux pôles, dont l'un, au stade d'activité, marque l'endroit d'insertion des flagelles et la position des blépharoplastes s'ils existent. Comme l'avant et l'arrière d'un Péridinien à symétrie normale sont déterminés habituellement par le sens du mouvement, il faut attendre de connaître mieux celui qui existe dans le *Discodinium* avant de décider si la bipartition du corps est transversale, longitudinale ou oblique, ce qui dépend de la terminologie employée.

On sait que d'une manière assez générale, le plan de séparation d'un organisme inférieur en deux moitiés, doit passer par chaque élément essentiel de la cellule, de ceux qui ne peuvent prendre naissance de *novo* dans le cytoplasme (Pl. IX, Fig. 20).

Le contenu du kyste, contrairement à celui des individus ordinaires renferme en général peu d'amidon et celui-ci est réduit à l'état de granulations dont le nombre va se ramifier par la suite ; on n'aperçoit ni plastes distincts ni pyrénoïde, ce qui n'implique nullement leur disparition.

Par contre, on constate assez fréquemment à l'intérieur de ces kystes, la présence du parasite déjà signalé dans les individus ordinaires ; sa belle couleur orangée le fait reconnaître facilement : à l'état le plus jeune observé, son diamètre a 12 μ, ce qui représente sans doute ses dimensions normales, puisqu'il est dépourvu de sporulation ; son cytoplasme renferme quelques globules jaune d'or qui augmenteront en nombre et en volume par la suite.

Les seules modifications à noter avec l'âge du parasite consistent dans une modification du contour qui devient en général elliptique et une sensible augmentation du volume qui atteint parfois 20 ou 22 μ ; de plus la membrane qui cependant reste mince est de plus en plus impénétrable aux réactifs.

Ce curieux parasite au début n'a pas d'action très marquée sur l'hôte, et le kyste qui l'héberge va continuer son développement ; son noyau se sépare en deux moitiés dans sa partie médiane, sans subir d'étirement appréciable ; comme le noyau est recourbé, les deux moitiés font entre elles un angle très ouvert ; puis ces deux noyaux-frères pivotent sur eux-mêmes de façon à se placer parallèlement (Pl. X, Fig. 16, 17, 5, 6, 7).

Cette disposition pourrait induire en erreur sur le sens de la division du noyau : le rapprochement est simplement en relation avec la formation de la cloison qui va séparer les deux moitiés du corps et donner naissance ainsi à deux embryons.

Mais le développement du kyste n'en reste pas là : on observe une seconde division nucléaire dans chaque embryon, division qui se fait comme la première, de sorte que ces embryons renferment chacun deux noyaux.

On est frappé par le peu de cytoplasme qu'ils renferment eu égard au volume des noyaux (Pl. X, Fig. 4, 5, 8, 13) : ce cytoplasme traité par l'iodure de potassium ne laisse entrevoir le plus souvent qu'une quantité parfois très faible de granulations d'amidon.

Cette raréfaction du cytoplasme explique peut-être pourquoi nous n'avons pas réussi à voir des kystes à quatre embryons : mais les deux embryons qui s'y forment ont normalement deux noyaux, que le parasite soit présent ou non.

Cette constatation devait nous conduire à faire une hypothèse bien séduisante, mais qui n'a pu être vérifiée.

On connaît nos idées sur l'origine de la sexualité par défaut de nutrition et appauvrissement de l'organisme : l'énergie nécessaire à la continuation du développement serait fournie par la fusion des deux noyaux sexuels en un seul.

Dans le cas qui nous occupe, les conditions précédentes d'autogamie semblent être remplies, sauf la constatation d'une fusion nucléaire dans chaque embryon.

La question est d'importance ; elle mérite d'être suivie attentivement, ainsi que la transformation ultérieure de ces embryons en la forme normale active du Péridinien.

Nous avons fait notre part ; à d'autres le mérite d'une découverte qu'un jeune savant avec un peu de chance pourrait s'attribuer. L'histoire du singulier parasite dont nous venons de signaler l'existence est aussi de nature à stimuler l'émulation des chercheurs : les renseignements que nous apportons à son sujet pourront servir de point de départ.

Maintenant que nous avons suivi l'histoire du noyau au stade d'activité des individus et à leur multiplication lors de l'enkystement, nous sommes en mesure de résumer brièvement la question de sa structure.

Nous savons déjà qu'il est constitué dans les individus mobiles par un filament d'apparence homogène, très fin puisque son diamètre est de 1 μ environ : ce spirème est enroulé sur lui-même en un peloton prenant la forme d'un long cylindre recourbé.

La direction de l'enroulement m'a toujours paru plus régulière que dans les autres espèces étudiées dans ce Mémoire. Sans doute, nous avons déjà été à même de constater, par exemple dans le *Glenodinium cinctum*, que plusieurs tours pouvaient rester parallèles. Mais ici, le phénomène est beaucoup plus général ; c'est très fréquemment l'ensemble de ces tours qui présente cette disposition lorsqu'on les examine en surface sur toute la longueur du noyau. Ordinairement, ils sont orientés presque perpendiculairement au grand axe, mais parfois aussi, ils offrent toutes les positions intermédiaires jusqu'à devenir sensiblement parallèles à ce grand axe.

Cette tendance des fils du peloton à rester parallèles entre eux se voit également lorsqu'on examine le noyau par ses extrémités arrondies, ce qui a lieu lorsqu'on regarde les individus de profil. Dans cette position, on pourrait croire que certains noyaux sont *sphériques* ou *arrondis* : il y a là une erreur à éviter.

Lorsque les filaments du spirème se montrent plus ou moins parallèles au grand axe, on peut croire que c'est en vue d'une division prochaine : l'hypothèse est même très vraisemblable : toutefois cette position des filaments n'est pas absolument nécessaire à la fragmentation du biscuit nucléaire en son milieu.

On remarquera que dans ce cas d'haplomitose, il ne peut être question de chromospires ou de chromosomes distincts qu'à l'état d'hypothèse : le spirème paraît toujours continu et homogène. Si la division en deux du peloton nucléaire entraîne fatalement sa fragmentation en segments, on ne saurait ensuite, semble-t-il, reconnaître ces segments dans les nouveaux noyaux et cela bien que la fragmentation du spirème se renouvelle à chaque mitose.

Malgré la netteté des figures nucléaires et leur concordance, il y a donc ici un phénomène qui échappe à l'observation directe, celui de la *reconstitution* du spirème que nous tenons pour continu, d'après les apparences.

Il en est de même de sa structure intime. D'après ce qu'on sait du noyau du *Gymnodinium fucorum*, on doit admettre sans restriction que le spirème dans cette dernière espèce est constitué de petites sphérules, toutes semblables d'apparence et orientées en files et qui sont les chromomères. Si ces chromomères existent ici, elles ne sont visibles, ni sur le vivant, ni avec la plupart des réactifs : lorsque l'apparence granuleuse semble apparaître d'ailleurs indistinctement, on ne saurait vraiment affirmer qu'il s'agit d'une structure préexistante.

Un problème qui restera probablement encore en suspens longtemps est celui du comportement des chromomères au cours des divisions successives : les auteurs parlent d'une scission longitudinale du spirème par analogie avec ce qui a lieu dans la caryocinèse ordinaire.

Nous avons de bonnes raisons de croire que, jusqu'ici, tout se réduit à de simples suppositions, d'ailleurs assez naturelles.

3° *Le plastidome.* — L'étude du plastidome chez le *Discodinium Poucheti* possède un intérêt particulier, non seulement parce que les chromatophores sont nombreux, l'amidon abondant, mais aussi parce qu'il existe dans cette espèce un pyrénoïde unique, indépendant des chromatophores.

Les phéoplastes sont représentés par des sphères de 4 à 5 μ environ situées en surface et dont le nombre est plus ou moins grand ; assez fréquemment, ces plastes de sphériques deviennent pyriformes ou cylindriques et alors leur grand axe est perpendiculaire à la surface du corps (Pl. IX, Fig. 3-4) et atteint 8 à 10 μ : quelques-uns se trouvent parfois dispersés dans le cytoplasme.

Outre les phéoplastes, on rencontre dans le *Discodinium* un organe dont la présence est fréquente, sinon générale : c'est le pyrénoïde qui rappelle par l'ensemble de ses caractères ceux que possèdent beaucoup d'algues dans leurs chromatophores.

Ce pyrénoïde est une grosse sphère cylindrique de 12 à 15 μ de diamètre, située au centre de la cellule et au contact de la surface du noyau qui est plus ou moins concave. Cet organe n'existe que chez quelques rares Péridiniens et il est encore mal connu. GEITLER en a signalé un assez récemment chez le *Peridinium umbonatum* vté *inaequale* et il l'a représenté avec une couronne de grains d'amidon.

Chez le *Discodinium*, le pyrénoïde est aussi entouré d'une assise de grains d'amidon qui sont nombreux (Pl. IX, Fig. 4, 8, 11, 18). Le centre de la sphère est occupé par un protoplasme légèrement granuleux.

Si l'on fait agir l'iodure de K sur les cellules, plusieurs cas vont se présenter.

1° Les phéoplastes seuls existent en l'absence du pyrénoïde. On obtient alors tous les intermédiaires entre des plastes qui restent jaunâtres par le réactif et d'autres qui se colorent plus ou moins fortement en bleu : les premiers ont conservé leur structure protoplasmique normale, alors

que les autres sont imprégnés d'amidon à un degré variable (Pl. IX, Fig. 9, 13 ; Pl. X, Fig. 3).

2° Si le pyrénoïde existe, la cellule renferme outre les corpuscules d'amidon provenant des phéoplastes, ceux qui forment la couronne du pyrénoïde (Pl. IX, Fig. 18).

La question de la formation d'amidon chez notre Péridinien semblerait donc simple : en réalité, elle est assez compliquée.

Tant que les corpuscules amylacés sont régulièrement disposés en surface et de grosseur sensiblement égale aux phéoplastes, il ne peut exister de doute sur leur origine aux dépens de ces derniers : mais il y a de nombreux cas où les grains d'amidon sont dispersés dans le cytoplasme avec des tailles différentes et alors on peut se demander si ce cytoplasme n'interviendrait pas lui aussi directement dans leur formation, comme chez les espèces saprophytes.

En tout cas, le fait que les phéoplastes peuvent se transformer directement en grains d'amidon est conforme au rôle des chromatophores en général ; si le cytoplasme continue en outre à produire des grains d'amidon qui s'ajoutent aux précédents, il faudrait y voir la persistance d'une propriété primitive qui s'est conservée chez quelques organismes inférieurs.

Lorsque le pyrénoïde existe, de nouvelles complications interviennent ; les grains d'amidon qui recouvrent sa surface se présentent sous des aspects différents ; ils sont moins régulièrement disposés en couronne ; leur taille diminue et ils arrivent à disparaître, ainsi que le pyrénoïde lui-même (Pl. IX, Fig. 14).

Dans les embryons et le kyste, on rencontre encore parfois de gros grains d'amidon provenant des phéoplastes (Pl. X, Fig. 3) ; mais on ne trouve en général qu'une poussière de granules amylacés et aucune trace de pyrénoïde : l'amidon a plus ou moins disparu (Pl. X, Fig. 2-17).

Cette disparition tient pour une part à la présence du parasite, mais en son absence, il se produit également une

digestion plus ou moins complète des granules d'amidon.

Il sera intéressant de voir comment les phéoplastes et les pyrénoïdes apparaissent de nouveau dans les embyrons quand ceux-ci repennent la phase d'activité.

N'oublions pas que dans les individus ordinaires, il arrive fréquemment que l'iodure de K n'indique l'existence d'amidon qu'autour du pyrénoïde ; sa disparition dans le cytoplasme tient à deux causes : 1° à la digestion de cette substance et à son utilisation dans le métabolisme général (Pl. IX, Fig. 11-12) ; ou 2° au fait que les phéoplastes abandonnent l'amidon dont ils étaient imprégnés, pour reprendre leur fonction assimilatrice (Pl. IX, Fig. 8). Dans ce dernier cas, on retrouve encore souvent deux ou trois corpuscules mélangés aux phéoplastes, mais se colorant en bleu par l'iode.

4° *Le vacuome.* — Le vacuome, dans cette espèce, n'a donné lieu qu'à des observations insuffisantes; son étude devra être reprise lorsqu'on disposera d'un matériel vivant.

Tout ce que nous avons pu voir sur des individus fixés c'est la présence de une ou deux grandes chambres vides, parfois trois d'un diamètre de 10 μ environ qui ne peuvent correspondre qu'à des vacuoles : elles étaient voisines l'une de l'autre ou isolées : leur situation n'avait rien de fixe ; toutefois, elles occupaient fréquemment une position latérale par rapport à l'axe antéro-postérieur (Pl. IX, Fig. 13-19).

Ces chambres en question n'ont été vues que sur d'assez rares individus : elles paraissaient manquer chez la plupart.

Les colorations vitales avec le bleu de crésyl, essayées très rapidement à la veille d'un départ ont donné une teinte bleue à des sphères qui représentent les vacuoles signalées ci-dessus.

Si nous essayons de dégager quelques indications de ces constatations incomplètes, nous dirons que la pénétration du colorant vital dans la cellule a lieu difficilement et qu'elle

donne lieu à des résultats trop inconstants pour qu'il en soit actuellement tenu compte.

5° *L'ergastome.* — Cette formation se voit bien sur le vivant ; elle est constituée comme dans les espèces précédentes par des sphérules réfringentes d'un diamètre de 2 μ disséminées sous l'assise des phéoplastes ; chez d'autres individus, ces liposomes sont plus gros, moins nombreux, avec un diamètre qui, dans nos observations rapides sur le vivant, n'a pas dépassé 4 μ.

Le matériel dont nous avons ensuite disposé étant fixé à l'alcool ne se prêtait pas à une étude comparée de la quantité d'huile et d'amidon aux divers stades du développement et en particulier dans les kystes.

Mais il nous est arrivé avec l'emploi du bleu de crésyl de colorer en vert un corps d'apparence oléagineuse ou graisseuse d'un diamètre de 8 à 10 μ et qui se comportait comme les sphères oléagineuses que nous avons signalées autrefois chez les Infusoires, les Diatomées, etc. Chez ces organismes, dans certaines conditions, en particulier avec une diminution de vitalité, il se produit un transport, des pigments contenus dans les chromatophores sur les globules d'huile ou de graisse qui prennent alors une teinte jaune ou verte.

Or, chez les Péridiniens, les matières de réserve sont fréquemment colorées de teintes qui varient du jaune au rouge vif, l'idée nous est venue, sans que nous ayons eu jusqu'ici l'occasion de la vérifier, que ces teintes pourraient provenir d'un transport de certains pigments contenus dans les chromatophores des Péridiniens et qui seraient, d'après Schutt, la phycopyrine soluble dans l'eau, la péridine insoluble dans l'eau et la chlorophylle : c'est là un point qu'il sera sans doute facile d'éclaircir.

6° *Le parasite.* — Le *Discodinium Poucheti* renferme assez fréquemment un parasite qui doit prendre place

parmi les germes endogènes que l'on connaît non seulement chez les Algues, mais aussi chez de nombreux Protistes.

Dès 1888 (1), nous en décrivions un certain nombre, parasites des Péridiniens : ils appartenaient à la famille des Chytridinées : c'est dans cette même famille que doit prendre place, comme on l'a vu précédemment, un parasite rencontré par nous dans une préparation qui nous a été communiquée aimablement par le professeur Hovasse. N'ayant pas vu cet organisme à l'état vivant, il n'a pas été possible de savoir s'il s'agit d'un *Olpidium*, d'un *Sphaerita* ou d'un genre voisin.

De leur côté, Chatton et Mlle Biecheler ont découvert dans un *Peridinium balticum* un parasite extrêmement curieux le *Coccidinium Duboscqui* (2) ; il possède cette particularité d'appartenir, comme son hôte, aux Dinoflagellés : il en existe quatre espèces d'ailleurs fort différentes entre elles et qui habitent les eaux saumâtres. Une autre espèce, parasite d'un Péridinien d'eau douce a été signalée en 1930 par Geza Entz junior, qui l'a considérée comme appartenant aux Chytridinées. Notons que dans ce genre *Coccidinium*, le parasite est, selon les espèces, intracellulaire ou intranucléaire. Ce dernier fait est quelque peu troublant : il se pourrait donc qu'il s'agisse de deux genres différents.

Le parasite rencontré chez le *Discodinium Poucheti* ne saurait actuellement être rangé dans un groupe déterminé, attendu que son développement n'a pu être suivi en entier, dans les conditions où nous nous sommes trouvé ; il s'agit de germes endogènes, de couleur jaune d'or, qui habitent le corps du Péridinien et semblent au premier abord faire partie de son évolution.

Ces germes sont relativement assez fréquents et on les trouve aussi bien dans les individus ordinaires que dans les

(1) P.-A. Dangeard, Les Péridiniens et leurs parasites (*Journal de Botanique*, nos des 16 avril et 1er mai 1888).

(2) Consulter Chatton, *Titres et travaux scientifiques*, 1906-1937, p. 95 et p. 100.

individus en voie de multiplication, c'est-à-dire dans les kystes.

Les états jeunes paraissent rares, sans doute parce qu'il est difficile de les distinguer des inclusions du cytoplasme et surtout du pyrénoïde.

Le stade le plus jeune observé était représenté par une sphère renfermant des globules jaunes : son diamètre était de 10 μ et elle était séparée du cytoplasme de l'hôte par une zone annulaire incolore (Pl. IX, Fig. 11 ; Pl. X, Fig. 9).

Ces germes dont les uns restent sphériques alors que les autres présentent un contour elliptique peuvent atteindre de grandes dimensions, soit 20 μ de diamètre ou davantage, soit 15 μ de largeur sur 20 ou 25 μ de longueur (Pl. X, Fig. XIV).

Même dans les formes plus petites et moins âgées, la pénétration des réactifs est très difficile. Sur les individus vivants, il est difficile de bien distinguer les gros globules qui remplissent ces kystes : on ne saurait dire alors s'ils ont tous des globules oléagineux ou si quelques-uns sont des grains d'amidon. L'emploi de l'iode permet de s'assurer, en quelques rares cas, de la présence de l'amidon en nombreux corpuscules dont certains exceptionnellement atteignent 3 μ (Pl. X, Fig. 2-4) ; d'autres corpuscules se montrent comme de petites vacuoles renfermant une sphérule ; leur nature reste indécise.

Le comportement du parasite à l'égard du Péridinien est intéressant à suivre.

Alors que le Péridinien renferme habituellement, comme on l'a vu, une grande quantité d'amidon réparti dans les chromatophores, le cytoplasme et le pyrénoïde, les individus parasités en ont peu ou point. Ainsi nous avons vu (Pl. X, Fig. 2), un individu dans lequel l'iodure de K ne décelait la présence d'amidon que dans le germe endogène : cet amidon était à l'état de granules nombreux occupant la partie centrale du kyste. Le cytoplasme de l'hôte renfermait de son côté d'assez nombreuses granulations formant

couronne autour du parasite mais aucune ne bleuissait : l'amidon du Péridinien avait donc complètement disparu.

Cette disparition d'amidon, en d'autres cas, n'est que partielle : il en est ainsi, par exemple, dans les kystes du Péridinien en voie de bipartition ; les deux embryons lors de leur formation contiennent de moins en moins de granules amylacés et quand l'un de ces embryons est parasité, l'amidon diminue jusqu'à disparaître (Pl. X, Fig. 14-15).

Mes observations n'ayant pu être poursuivies que sur des échantillons fixés à l'alcool, il est malheureusement impossible de fournir le comportement de l'huile par rapport à l'amidon.

La membrane du parasite m'a toujours paru simple et non divisée en exospore et endospore : aucune trace de structure ne s'y voit d'ordinaire. Toutefois, il nous a été donné de voir une coque qui présentait une surface montrant des stries fines et très rapprochées orientées suivant le grand axe (Pl. X, Fig. 5-14) : sans doute, cette structure se retrouvera-t-elle au moins sur les coques âgées.

Nous ne possédons aucune indication sur le mode de germination de ces kystes : la structure nucléaire n'est pas connue davantage : aussi la nature de ce parasite reste énigmatique.

Toutefois, il ne semble pas que l'on puisse songer à une Chytridiacée : le phénomène des sporulations n'existe pas pour cet organisme vraisemblablement ; autrement, le parasite ne serait pas toujours seul dans une même cellule de Péridinien. La teinte jaune du parasite pourrait faire songer à une Chrysomonadinée, mais cette hypothèse cadre mal avec la présence d'amidon au lieu de leucosine.

Il faut donc se résoudre à attendre de nouveaux éclaircissements pour se faire une opinion : quelques-uns même se demanderont si ces prétendus germes endogènes ne seraient pas tout simplement des kystes du Péridinien. Nous y avons bien songé et si nous avons adopté l'idée du

parasitisme, c'est pour une raison qui n'admet pas la discussion.

En effet, le Péridinien qui contient un germe à son intérieur continue de renfermer un noyau dans son cytoplasme ; ce noyau s'applique à la surface du parasite tout en conservant les replis du spirème ; sa structure ne paraît que très légèrement modifiée (Pl. X, Fig. 14-15).

On ne saurait actuellement établir la position de ce curieux parasite : il faut se reporter aux recherches de Entz pour trouver une indication de l'existence chez le *Peridinium Borgei* d'un corps étranger coloré en jaune et qui est désigné sous le nom de *Chrysococcus*. Il s'agit très vraisemblablement du parasite que nous venons de décrire et auquel nous conserverons le même nom, en y ajoutant un hommage au savant spécialiste des Péridiniens : ce parasite deviendra donc le *Chrysococcus Entzii*.

Notre description est malheureusement trop incomplète pour donner une idée de l'évolution de cet organisme endogène : on ignore son mode de pénétration à l'intérieur du Péridinien, les stades de son développement, le rôle de son pigment et surtout le mode de germination de ses kystes. Maintenant que l'attention est attirée sur lui, selon surtout qu'il paraît très fréquent dans notre espèce, il y a lieu d'espérer que, parmi les savants qui fréquentent le Laboratoire maritime de Roscoff, il s'en trouvera quelques-uns qui porteront leur attention de ce côté.

Il n'est pas inutile de constater que les germes endogènes connus des Péridiniens d'eau douce appartiennent à la famille des Chytridinées, alors que celui-ci, très différent de structure, semble devoir limiter son habitat à des Péridiniens marins.

SECONDE PARTIE

Notre intention n'est pas de rappeler ici, dans cette seconde Partie, l'ensemble des résultats nouveaux exposés précédemment, ni même de les résumer.

Nous voulons plutôt en choisir quelques-uns parmi les plus importants pour montrer l'influence qu'ils peuvent avoir en des directions diverses, sur l'interprétation de quelques problèmes de biologie, de systématique et même de génétique.

A. *Morphologie.* — Prenons tout d'abord le type morphologique des Péridiniens et demandons-nous s'il n'y aurait pas avantage à substituer aux notions classiques ordinaires une autre conception plus en rapport avec les données de l'évolution.

La description ordinaire d'un Péridinien comprend une partie dite antérieure, désignée sous les noms d'épithèque, d'épivalve ou encore d'épicone et une moitié postérieure connue sous les noms d'hypothèque, d'hypovalve ou d'hypocone. Ces désignations sont données en s'appuyant sur le *sens du mouvement*, le corps se déplaçant avec son épithèque en avant.

L'épithèque est séparée de l'hypothèque par le sillon annulaire qui contient le flagelle transverse ; du sillon annulaire se détache le sillon longitudinal avec le long flagelle longitudinal : le départ des deux flagelles se trouve au carrefour des deux sillons et les deux blépharoplastes sont au voisinage l'un de l'autre.

On voit que chez les Péridiniens, c'est le *sens du mouve-*

ment qui intervient pour fixer la terminologie des différentes parties du corps, à partir de l'avant ou épithèque.

Or, si l'on considère l'ensemble des Flagellés, il est facile de constater que, sauf de rares exceptions, la polarité est déterminée par l'endroit d'insertion des flagelles ; celui-ci commande à son tour le sens du cloisonnement et le mode de bipartition du corps. Il résulte de là que le *sens du mouvement* est un caractère *secondaire* alors que la position de l'appareil locomoteur et son comportement constituent des caractères *prédominants.*

Il résulte de là, semble-t-il, que la terminologie relative aux différentes parties du corps des Péridiniens aurait besoin d'être révisée à partir d'une nouvelle base.

On s'explique facilement cet agencement et ces relations; elles résultent de ce que la cellule renferme des formations, comme le noyau et les plastes qui se transmettent de génération en génération sans perdre leur individualité ; mais il y a plus ; car, à envisager les choses de près, on arrive à la conviction qu'il existe dans le cytoplasme des localisations de propriétés spéciales et de rôle différent qui se transmettent elles aussi d'une génération à la suivante. Ces propriétés vraisemblablement sont attachées à des particules susceptibles de se multiplier, sans jamais se confondre avec d'autres éléments du cytoplasme ayant un rôle différent.

Ces considérations se trouvent fortement renforcées par la découverte du mode de multiplication des flagelles par *dédoublement longitudinal* s'ajoutant au mode de *naissance par étirement* ; le point d'origine des flagelles prend toute son importance en ce qu'il marque la présence de l'amas ou du réservoir de protoplasme destiné à assurer la fonction locomotrice ; étant spécialisé dans cette fonction, il devra être réparti exactement, à chaque division du corps, entre les nouveaux individus. Cette répartition exigera que le plan de séparation passe par le milieu de ce réservoir de substance active et par conséquent au pôle antérieur portant les flagelles.

Si on accepte cette manière de voir, on sera tenté de considérer avec nous que chez les Péridiniens le pôle antérieur est situé à l'origine des deux flagelles ; c'est là que se trouve l'*avant* du corps ; c'est là que devra passer la cloison de bipartition du corps ; celle-ci sera en réalité orientée comme chez les autres Flagellés ; elle partagera le corps en deux moitiés symétriques latérales correspondant à l'épithèque et à l'hypothèque, lesquelles devraient alors normalement changer de nom. La bipartition du corps, avec cette interprétation, n'est plus une division transversale, mais une division longitudinale comme chez la plupart des Flagellés.

Sans accorder une importance exagérée à cette question de terminologie, il semble difficile cependant d'en nier l'intérêt, car elle touche de très près aux idées de particules de cytoplasme spécialisées dans la cellule en lignées distinctes ; elle a pour résultat d'attirer l'attention sur tout ce qui est relatif à la théorie de la préformation qui, bien que très ancienne, n'a pas dit son dernier mot, à condition de ne pas en exagérer l'application.

On nous objectera que ces idées ne sont guère en accord avec ce que l'on observe chez l'*Oxyrrhis marina* dont les déformations du corps sont si nombreuses et en apparence si déconcertantes.

Nous n'éprouvons aucun embarras à reconnaître que jusqu'ici l'interprétation de la structure de ce singulier organisme n'était pas sans offrir de réelles difficultés : celles-ci, avec nos recherches, ont pour une grande part disparu.

Il suffit de jeter un coup d'œil sur la Planche IV pour constater que l'origine des deux flagelles se montre au même pôle ; que c'est bien le même cytoplasme actif qui se retrouve dans le système locomoteur des deux individus frères ; il n'est pas interdit de penser, à la suite de ces observations, que le flagelle longitudinal est constitué par des particules représentatives différentes de celles du flagelle transverse, car, au cours de la division, l'individualité très

marquée de chaque flagelle s'est trouvée conservée, ainsi que l'allure de son point d'origine. On pourrait même aller plus loin ; en effet, alors que les observations des auteurs ne permettaient pas jusqu'ici d'envisager une transmission directe des parties morphologiques du corps d'un individu à l'autre, quelques-uns de nos dessins (Fig. 16-17 et surtout Fig. 20-22) semblent indiquer que chez les Péridiniens les différentes parties du corps se continuent sans doute, d'une génération à la suivante avec plus de régularité qu'on ne le suppose d'ordinaire.

La question de la polarité chez les Péridiniens, en rapport avec leur morphologie, soulève de nombreux problèmes, ainsi qu'il vient d'être dit. Si, dans notre interprétation, nous nous sommes appuyé sur la position et l'origine de l'appareil locomoteur, il y a lieu d'insister d'autre part sur les déplacements de plus ou moins grande amplitude que l'on observe dans l'ensemble des Flagellés ; en général, ces déplacements sont légers, mais suffisent pour donner à la cellule une certaine asymétrie.

Cette asymétrie, lorsqu'elle existe, ne dispense aucunement la cellule de se séparer en deux moitiés équivalentes, contenant non seulement les organes dits permanents, mais aussi les particules représentatives de son appareil locomoteur, sans compter celles qui échappent à notre observation; les unes et les autres subissent donc des déplacements, des changements de position en rapport avec l'asymétrie plus ou moins accentuée du corps.

La famille des Péridiniens représente un cas extrême de ces déplacements de la polarité cellulaire ; mais heureusement, elle nous fournit des exemples chez lesquels le type ordinaire des Flagellés est conservé, tel le *Prorocentrum micans* Ehr. que nous regrettons de n'avoir pu étudier à cet égard. Mais par contre, nous avons longuement observé notre *Discodinium Poucheti* et il ne paraît pas douteux que d'autres espèces du même genre ou de genres différents fourniront dans l'avenir les intermédiaires que nous réclamons.

Déjà, l'étude du *Discodinium Poucheti* nous montre que l'existence d'un pôle antérieur avec insertion des flagelles a entraîné pour le noyau un changement progressif d'orientation, nécessité par l'obligation où se trouve la cellule de se séparer lors de la division en deux moitiés équivalentes. C'est ainsi qu'on voit le noyau qui occupe d'abord une position sensiblement parallèle au grand axe, se recourber progressivement et devenir perpendiculaire à cet axe, assurant ainsi une bipartition longitudinale du corps.

Ce comportement du noyau n'est pas sans rappeler une observation très intéressante que nous avons faite autrefois sur deux espèces de *Trachelomonas*, le *T. volvocina* et le *T. lagenella* (1).

Le *T. volvocina* a une forme sphérique ; le fuseau nucléaire s'oriente transversalement comme chez les autres Flagellés et la bipartition est longitudinale. Dans le *Trachelomonas lagenella* au contraire, le corps est allongé, cylindrique ; le fuseau nucléaire d'abord transversal ne peut subir son extension complète ; il effectue une rotation de 180° qui le rend parallèle à l'axe ; la bipartition du corps est transversale. Ainsi, chez une espèce, la polarité est normale et la bipartition est longitudinale comme dans les autres Flagellés. Par contre le *Tr. lagenella* montre une exception remarquable ; la polarité s'est déplacée avec la nouvelle orientation du fuseau nucléaire, la bipartition du corps est devenue transversale.

Le phénomène est comparable à ce qu'a lieu chez les Péridiniens ; mais dans ce groupe, le déplacement de polarité est assez général ; chez les Eugléniens, il constitue une exception. Cette exception a ici une cause qui réside dans l'inextensibilité de la membrane qui met obstacle à l'allongement du fuseau nucléaire, tandis que chez les Péridiniens la cause du changement de polarité reste obscure.

Le cas des Péridiniens est néanmoins plus instructif,

(1) P. A. Dangeard, Recherches sur les Eugléniens, *loc. cit.*, p. 224-230.

parce que la transmission par dédoublement de l'appareil locomoteur pendant les générations actives qui se succèdent, permet de le considérer comme une formation permanente : aux stades de repos, dans les sporanges et les kystes, cette formation serait simplement dissimulée à l'état de particules représentatives dans le cytoplasme. Cette remarque pourrait avoir une portée générale et s'appliquer à toutes les cellules animales ou végétales susceptibles à un moment donné de fournir des zoospores ou des spermatozoïdes ou des anthérizoïdes.

Contentons-nous pour l'instant d'avoir résumé brièvement cette histoire du mode de naissance des flagelles. Les faits sont indiscutables ; mais ils n'ont été prouvés, en réalité que pour deux espèces, *Oxyrrhis marina* et *Sphenoptera Fabreae* : ces observations devront donc être étendues aux autres Flagellés, malgré les difficultés d'une telle étude.

B. *Le noyau.* — La tendance actuelle est d'accorder au noyau un rôle capital, non seulement dans le métabolisme cellulaire, mais aussi et surtout dans les phénomènes de sexualité, d'hérédité, d'hybridation, de mutation et dans tout ce qui concerne la génétique.

Jusque dans ces derniers temps, c'étaient surtout les plantes et les animaux supérieurs qui servaient de champs d'expériences ; les belles découvertes de Morgan, de ses collaborateurs et de ses émules, ne pouvaient donner lieu à une localisation des particules représentatives et à une théorie des gènes qu'en présence d'éléments nucléaires très gros et parmi les plus différenciés.

Il était à prévoir que malgré des conditions en général moins favorables présentées par les organismes inférieurs, les mêmes problèmes seraient abordés ; d'autres avaient chance d'être envisagés fructueusement, grâce à la simplicité d'une organisation cellulaire.

Ce mouvement d'orientation s'est produit ; c'est par la considération du noyau et de son comportement qu'une

théorie de l'origine de la sexualité et des conséquences qu'elle a entraînées en évolution générale, a pu être établie sur des bases solides. De même, c'est en s'appuyant sur l'étude du noyau, chez les Champignons supérieurs, que la karyogamie a pu y être découverte et interprétée correctement. Nos découvertes dans ce domaine sont bien connues depuis longtemps.

Les phénomènes sexuels qui se produisent chez les Infusoires et les Acinétiens, avec leurs deux sortes de noyaux, macronucleus et micronucleus, avaient depuis très longtemps attiré notre attention sur la possibilité pour certains groupes de Protozoaires et de Protophytes d'être caractérisés par la structure et le comportement de leur noyau.

Nos prévisions se sont trouvées réalisées au delà de toute espérance : il a été possible dans cette voie de tracer quelques lignes évolutives à partir des Amibes, dans la direction des Flagellés et des Algues (1) ; le type des Eugléniens déjà étudié longuement en 1902, s'est ainsi détaché de façon remarquable grâce à la structure de son noyau et à son mode de division désigné sous le nom d'*haplomitose*. Alors que ce type se terminait en cul-de-sac celui des Chlamydomonadinées s'affirmait, avec les phénomènes de téléomitose, comme le plus dynamique en évolution générale.

On n'en peut espérer autant des Péridiniens dont il est question dans ce Mémoire ; il s'agit très probablement d'un groupe fermé, comme celui des Eugléniens ; si nous arrivons à donner aux biologistes la conviction que la division du noyau est une simple *haplomitose* comme celle des Eugléniens et non une *téléomitose* comme celle des Chlamydomonadinées, Volvocinées et aussi celle des animaux et plantes supérieures, la question aura bien son intérêt et son importance du point de vue phylogénétique.

(1) P.-A. Dangeard, Etudes sur le développement et la structure des organismes inférieurs (*Le Botaniste*, Série 11, Pl. I-XXXIII, p. 1-311, mai 1910).

Tout cytologiste trouverait un grand avantage dans l'étude du noyau des Péridiniens ; et, en disant cela, nous ne faisons que traduire l'impression d'une expérience personnelle. Nous ajouterions volontiers qu'il serait utile pour les jeunes histologistes de commencer leur initiation aux secrets des phénomènes de mitose par un examen sérieux, détaillé, des éléments que renferme le noyau dans ce groupe ; ils seraient ainsi *vaccinés* contre les exagérations, les hypothèses hasardeuses ou invraisemblables, les erreurs manifestes qu'ils sont appelés à rencontrer sur leur route ; pour se mettre en mesure de choisir parmi toutes les interprétations qui nous sont proposées de la structure nucléaire, il conviendrait de commencer par celle qui est sinon la plus simple, du moins celle qui s'offre à nous jusqu'ici avec ce caractère.

L'*haplomitose* que nous avons décrite chez les Eugléniens dans un mémoire précédent (1902), se présentait déjà sous cet aspect engageant et prometteur ; mais, nous devons reconnaître qu'elle n'avait point au même degré cette allure schématique qui ne comporte aucun développement inutile et que l'on rencontre chez tous les Péridiniens libres.

Pour en juger, examinons le noyau du *Gymnodinium fucorum.* Ce noyau est constitué par une centaine environ de sphérules toutes semblables et groupées en une sphère d'apparence mûriforme. Ces sphérules ou chromomères sont associées en un chapelet qui s'enroule autour d'un corpuscule plus gros qui est le nucléole.

L'*haplomitose*, avec ce point de départ, ne comporte nulle complication. Lors de sa division, le noyau augmente sensiblement de volume ; le peloton de chromomères se scinde en deux moitiés, alors que le nucléole s'est déjà lui-même divisé.

Ce mode de division du noyau peut être désigné sous le nom d'*haplomitose caténiforme* ; elle se retrouve chez l'*Oxyrrhis marina*, le *Peridinium cinctum* et les *Ceratium* avec cette différence que le nombre de chromomères peut être

beaucoup plus élevé que dans le *Gymnodinium fucorum.*

Il existe un autre mode de structure du noyau qui est d'apparence plus simple encore ; les chromomères au lieu d'être associés en chaînettes sont confondus en un filament chromatique homogène qui s'enroule en peloton serré ; ce peloton, à la division, se scinde également par son milieu en deux moitiés sensiblement égales ; on a dans ce cas une *haplomitose* du type *filiforme* ; les espèces du genre *Glenodinium* et surtout le *Discodinium Poucheti* en fournissent des exemples remarquables.

Dans ces deux modes d'haplomitose, le nombre des nucléoles varie avec l'espèce considérée.

La scission du noyau dans sa partie médiane qui se produit à chaque division nucléaire entraîne fatalement une fragmentation du chapelet de chromomères ou du cordon chromatique qui le remplace ; ces fragments, d'après nos observations, ne peuvent être que de longueur très inégale, puisque la *continuité du cordon* se voit fréquemment sur *plusieurs tours de spire.* Il n'est pas possible par conséquent d'attribuer une fixité aux fragments du chapelet ou du cordon chromatique, de sorte qu'on ne saurait les assimiler à de véritables chromosomes ; aussi les désignons-nous sous le nom de *chromospires* expression qui nous a déjà servi dans notre mémoire sur les Eugléniens.

Quant à savoir comment est évité l'émiettement du chapelet ou du cordon chromatique qui devrait résulter des divisions successives, nous l'ignorons. Le maintien, tout au moins approximatif, du nombre des chromomères dans une espèce donnée exige que ces éléments subissent à chaque haplomitose une bipartition. Cette bipartition a-t-elle lieu transversalement par rapport à l'axe du spirème, ce qui produirait un allongement de celui-ci, ou bien se fait-elle dans le sens longitudinal ce qui aurait pour résultat un dédoublement des spires ? Nous n'avons rien vu qui puisse autoriser à conclure dans un sens ou dans l'autre et il est

probable que l'incertitude où nous sommes, n'est pas à la veille de prendre fin.

Si nous considérons la structure du noyau chez les Péridiniens libres dans l'excellent résumé qui en a été fait par Chatton, nous voyons qu'il existerait trois types (1) : structure *filamenteuse*, structure *réticulée-alvéolaire*, structure *granulaire* ; des savants de grande valeur ont attaché leur nom à la description de ces structures en apparence si différentes.

Si l'on voulait bien admettre avec nous que le nucléoplasme est inexistant ou presque et que la masse du noyau n'est constituée que de chromomères et de chromospires au contact, sans substance intermédiaire appréciable, on serait bien près de s'entendre ; on aurait ainsi une impression d'uniformité et de simplicité semblable à celle qui se dégage de nos descriptions de l'*haplomitose* ; on disposerait, dans ces conditions, d'une base solide, comme point de départ, dans l'étude du noyau chez les Péridiniens parasites.

Mais, avec ce dernier groupe, les difficultés commencent :

Notre conception de l'haplomitose chez les Péridiniens libres et les Eugléniens est nettement différente de celle qui a été proposée, dans ces dernières années, par Chatton, R. Hall et quelques autres cytologistes ; ceux-ci sont partis d'un point de vue qui est inconciliable avec le nôtre.

Tandis que nous étions conduit par nos observations à voir dans le mode de division nucléaire de ces organismes inférieurs un type d'une extrême simplicité, d'autres savants avant nous s'étaient efforcés par contre d'y retrouver les caractères d'une mitose, ne différant que peu de celle qui existe chez les Métaphytes et les Métazoaires.

Si nous considérons par exemple la *mitose syndinienne* de Chatton, voici comment il en décrit les principaux caractères.

Afin que nous ne puissions pas être taxé d'exagérer les

(1) Chatton, *Les Péridiniens parasites*, 1919, p. 424 et suivantes.

tendances qui se sont manifestées dans ce domaine, nous allons reproduire intégralement la note que notre collègue, CHATTON, a publiée dans les C. R. de l'Académie des Sciences en novembre 1921.

« La structure du noyau des Péridiniens libres et son mode de division ont été étudiés par LAUTERBORN (1895), JOLLOS (1910) et BORGERT (1910). Au repos le noyau est constitué par une masse de microsomes soutenus par une trame réticulaire, qui supporte aussi un ou plusieurs nucléoles. Pour la division, ces microsomes s'agencent en files ou se soudent en filaments qui constituent de véritables chromosomes. Très nombreux, ceux-ci sont disposés parallèlement en une large plaque.

« LAUTERBORN, chez *Ceratium hirundinella*, les voit simplement se scinder transversalement en leur milieu. BORGERT, chez les *Ceratium* marins, observe d'abord un clivage longitudinal des filaments, puis leur scission transversale. Dans l'un et l'autre cas les plaques filles sont constituées par des moitiés transversales de chromosomes. Et la signification du clivage longitudinal vu par BORGERT reste ainsi tout à fait énigmatique. Il ne correspondrait en rien au clivage longitudinal des chromosomes dans la métamitose, qui a pour effet la répartition entre les noyaux fils de moitiés longitudinales admises comme rigoureusement équivalentes.

« Le grand nombre des chromosomes et leur tassement dans le noyau de la plupart des péridiniens, et en particulier des *Ceratium*, ne permet guère d'analyser exactement leur structure et leur jeu dans la division. Cette étude est plus aisée chez les *Syndinium*, péridiniens plasmodiaux parasites cœlomiques des copépodes pélagiques.

« Là aussi, le noyau au repos est constitué, comme chez tous les dinoflagellés, par un agrégat de micromètres, uniformément distribués autour d'un gros nucléole central. Mais cet état ne s'observe que rarement et seulement dans

les plasmodes dont le développement est inhibé pour une cause quelconque, la concurrence d'un autre parasite cœlomique (microsporidie) par exemple.

« A la division, les micromères s'agencent et se fusionnent d'une manière absolument constante en dix filaments qui divergent à partir d'un pôle, formant une sorte de figure en parasol, ou demi-fuseau. Dans ma monographie des péridiniens parasites (1919) j'ai considéré chacun de ces filaments



Fig. 2. — Phases de la mitose syndinienne. Figures demi-schématiques où trois anses chromatiques seulement sur cinq ont été représentées : 1, noyau au repos d'un plasmode dont le développement est inhibé ; 2, demi-fuseau vu de profil ; 3, demi-fuseau vu par son pôle ; 4, séparation des deux demi-fuseaux résultant du clivage des chromosomes ; 5, fuseau formé par les deux demi-fuseaux après rotation ; 6, section équatoriale des anses du fuseau.

comme un chromosome. C'est aussi 10 chromosomes que M. W. Huth a comptés dans les noyaux des tubes parasites des radiolaires (1).

« Une étude approfondie des noyaux des *Syndinium* des copépodes m'a convaincu que chacun de ces filaments n'est

(1) Ces tubes vus par Brandt (1905), Borgert (1909), W. Huth (1913), ont été donnés par ces auteurs comme représentant la gamétogénèse du radiolaire (*Thalassicolla*). J'ai dit ici même (*Comptes rendus*, t. 170, 1920, p. 413) les raisons pour lesquelles je les considère comme des formations parasitaires de nature syndinienne.

qu'un demi-chromosome. Quand on examine avec attention le pôle du demi-fuseau, on voit que celui-ci n'est pas en réalité unique, mais formé de cinq sommets d'angles dont les côtés sont chacun l'un des dix filaments chromatiques. Il y a ainsi, en réalité, 5 chromosomes très longs, pliés en V très aigu, et dont le sommet est au pôle de la mitose.

« A la division ces chromosomes se clivent longitudinalement sur toute leur longueur, formant 10 chromosomes en V. Tandis que 5 d'entre eux restent groupés autour du pôle primitif, les 5 autres se groupent autour d'un autre pôle, d'abord très peu distant de celui-ci, mais qui s'en écarte progressivement.

« Ainsi un nouveau groupe de 5 chromosomes en parasol ou demi-fuseau se dégage progressivement du groupe primitif. Dans certains *Syndinium*, les chromosomes clivés restent adhérents entre eux par leurs extrémités libres, autour desquelles les deux moitiés basculent comme autour d'une charnière, et finissent par se mettre en opposition. Elles forment alors un fuseau bipolaire complet, à dix filaments chromatiques agencés en cinq losanges qui se coupent en leur milieu. Mais chez d'autres espèces le clivage est complet et les deux groupes en parasol se séparent d'emblée.

« Ici, contrairement à ce qui a été vu par Borgert chez les *Ceratium* marins, ce sont bien les deux demi-chromosomes longitudinaux qui sont répartis entre les deux noyaux fils. Le clivage transversal n'est qu'une apparence ; c'est l'achèvement du clivage longitudinal resté incomplet.

« Le processus cinétique recommence à partir de ces demi-fuseaux suivant le même mécanisme et sans remaniements intercinétiques.

« Il n'y a dans cette mitose, ni centres définis, ni figure achromatique. On voit à l'angle apical de chaque chromosome un point plus colorable, qui, en se confondant avec les voisins, peut donner l'illusion d'un centriole ou d'un diplosome. Mais il n'en existe pas moins un centre d'attraction commun, non figuré, et susceptible de se dédoubler.

« Sans centres figurés, et sans spectre achromatique, la mitose des syndinides est plus simple que la mitose des métazoaires et des métaphytes. Elle ne le cède cependant en rien à celle-ci quant à la précision du mécanisme essentiel de la division nucléaire : la répartition égale de la chromatine.

« Il est intéressant de constater, du point de vue de l'évolution de la structure et de la division nucléaire, que ce mécanisme est déjà réalisé chez des êtres aussi archaïques que les Péridiniens, et qu'il l'est indépendamment des formations achromatiques, qui apparaissent ainsi comme surajoutées.

« Le schéma théoriquement imaginé par Rabl (1889), pour expliquer le jeu des chromosomes dans la prophase de la métamitose, se trouve être une excellente représentation d'un phénomène intermédiaire entre la mitose syndinienne et la métamitose.

« La prophase syndinienne est en effet une prophase de Rabl dans laquelle les anses chromatiques convergent d'une manière immédiate, et sans interposition de fibres achromatiques

« Il me paraît probable qu'une étude nouvelle de la mitose des Péridiniens libres amènera à en sérier les stades autrement que ne l'a fait Borgert, et montrera qu'elle ne diffère point fondamentalement de celle des syndinides ».

Telle est dans ses grandes lignes le mode de division nucléaire connu sous le nom de *mitose syndinienne* : le noyau des Péridiniens au repos est devenu un *dinocaryon.*

Chatton qui est un savant protistologue, a étendu sa conception de la mitose syndinienne à tous les Péridiniens. Dans un gros volume intitulé : *Titres et travaux scientifiques*, Sète, 1938, il a précisé sa pensée ; nous en retiendrons ces deux passages, *loc. cit.*, p. 311.

« La mitose syndinienne se réduit donc immédiatement aux modes connus. Elle est même le plus simple d'entre eux et aussi le plus schématique, en ce sens que les chromosomes y conservent leur forme et leur individualité pendant tout

le cycle cinétique, et que leur clivage longitudinal, processus essentiel de la mitose, s'y montre dépouillé de tout accessoire. Les centres y restent, en effet, occultes jusqu'à la sporogenèse ». Et plus loin, l'auteur ajoute :

« Et je pense encore qu'il n'y a aucune différence essentielle entre les mitoses des Péridiniens, qui, comme la mitose syndinienne, ne montrent ni centres, ni figure achromatique et celles des Noctiluques, des trophocytes des *Blastodinium* (CHATTON) et des Haplozoon, ou celles des *Oodinium* (HOVASSE) qui présentent ces accessoires. »

La mitose syndinienne de CHATTON se présente sous une forme acceptable pour un organisme donné réserve faite de son caractère trop schématique et général ; mais elle ne peut s'appliquer au mode de division du noyau chez les Péridiniens ordinaires, tels que nous venons de la décrire.

Il est vrai que la mitose du noyau chez le *Ceratium hirundinella* a été rattachée par HALL au type syndinien, mais la chose n'a pu être réalisée que par une série d'invraisemblances. Dans cette espèce, le nombre des chromomères est très élevé ; ils sont très petits et réunis en une masse compacte : les fines chaînettes de chromomères ou chromosomes se séparent longitudinalement en forme de V ; les deux branches du V se replient de façon à se trouver dans la continuation l'une de l'autre et c'est alors qu'intervient la séparation des noyaux-frères.

On a nous déjà opposé un prétendu comportement semblable du noyau pendant la division chez les Eugléniens ; on continuera sans doute une opposition semblable pour ce qui est du noyau des Péridiniens ; mais nous sommes bien tranquille sur les résultats, car on ne peut longtemps fermer les yeux à l'évidence.

Le mode de mitose que certains savants adoptent à l'encontre de nos idées et de nos observations sur l'haplomitose se heurte à une impossibilité absolue.

Qu'on se figure une botte de foin ou une gerbe de blé dont tous les éléments sont pressés au contact : ces éléments, pour

l'occasion, représentent les chromosomes. Comment veut-on que tous ces chromosomes, après s'être dédoublés longitudinalement, puissent repartir exactement chacune de leurs deux moitiés à des pôles différents ? Quelles séries d'accrochages, de courbures, de nœuds, de ruptures en perspective, avant que le moindre résultat soit obtenu ! L'espace manque d'ailleurs pour une évolution pareille.

Convenons donc en toute sincérité qu'une telle sélection est impossible et qu'il ne reste place, comme les faits l'indiquent, que pour une séparation de la gerbe en deux moitiés sensiblement égales. *Le mode de division du noyau par haplomitose ressort de l'examen le plus scrupuleux des faits observés et décrits aussi bien chez les Eugléniens que chez les Péridiniens.*

Il reste à tirer de là un certain nombre de conclusions importantes en ce qui concerne les Péridiniens.

Tour d'abord, il nous paraît nécessaire de séparer au moins provisoirement les Péridiniens ordinaires, ceux que nous avons étudiés et ceux qui nettement s'y rattachent, du groupe des espèces et des genres disparates rangés sous le nom de Péridiniens parasites.

En ce qui concerne les Péridiniens ordinaires le type nucléaire est bien caractérisé avec ses deux variétés : *haplomitose cateniforme* et *haplomitose filiforme.* La différence qui existe entre les deux modes est peut-être plus apparente que réelle, mais telle qu'elle se manifeste, elle peut servir, comme nous l'avons vu, à distinguer dans des cas douteux les individus appartenant au *Glenodinium cinctum* de ceux qui font partie du *Peridinium cinctum.* On peut espérer, en multipliant les observations, arriver à reconnaître de la même façon différentes lignées évolutives.

Malheureusement pour les genres et les espèces rangés actuellement parmi les Péridiniens parasites, nous ne disposons pas d'un type nucléaire à caractère indiscutable et uniforme.

Si nous prenons la mitose syndinienne dans sa concep-

tion actuelle, nous voyons qu'elle est essentiellement différente de l'haplomitose des Péridiniens vrais : le noyau au repos seul est comparable ; mais dès la prophase, les divergences s'accentuent. Chez les Péridiniens vrais, les éléments du spirème sont au contact pendant toute la division, qu'ils soient entremêlés ou parallèles. Chez les *Syndinium*, les chromosomes par contre sont distants les uns des autres et disposés en surface d'une large cavité nucléaire vacuolaire. Dans l'haplomitose, le nucléole forme un axe qui détermine le sens de la division ; chez les *Syndinium*, il se produit un retournement singulier des chromosomes, sans intervention du nucléole.

En résumé, la mitose syndinienne ne peut s'accorder avec le type nucléaire des Péridiniens vrais : pour l'y rattacher, il serait nécessaire de lui faire subir de profondes modifications, ce qui ne peut être que le résultat de futures recherches.

Nous nous trouvons actuellement en face du dilemne suivant.

Ou bien le type nucléaire n'a pas, chez les Péridiniens parasites la même valeur phylogénétique que nous lui accordons chez les Protozoaires et les Protophytes : il ne peut servir de guide dans la recherche des affinités.

Ou bien de nouvelles recherches permettront de considérer le noyau des Péridiniens parasites sous un angle nouveau et plus conforme à l'importance que nous lui attribuons en évolution.

Cette seconde hypothèse nous paraît actuellement la plus vraisemblable.

Dans son *Essai de classification des Péridiniens parasites et des Flagellés affins*, Chatton s'exprime ainsi (1) :

« Nous commencerons par séparer les Péridiniens stricts des Flagellés que nous avons étudiés avec eux dans ce Mémoire...

(1) Chatton, *Les Péridiniens parasites*, 1919, p. 441.

« A. Noyaux du type dinocaryon, sinon aux stades végétatifs, tout au moins dans les éléments sporogénétiques et les spores. Celles-ci ont les deux sillons en croix et les deux flagelles, dont l'un ondulant, caractéristiques des dinoflagellés : *Dinoflagellés stricts.*

« B. Noyaux du type protokaryon ou mésokaryon même dans les spores. Celles-ci sont du type *Bodo*, mais avec indication chez certaines formes (*Atelodinium* d'une structure péridinienne (flagelle récurrent ondulant contenu dans un sillon helicoïdal : *Flagellés présentant avec les Dinoflagellés des affinités probables ou possibles.*

Cette classification s'appuie sur les considérations suivantes : « Notre analyse des caractères ancestraux et des caractères adaptatifs des Péridiniens parasites nous a appris que, seules, la forme des dinospores et leur structure nucléaire peuvent être considérées à coup sûr comme héritées des souches libres. C'est donc elles seules qui, en systématique, devraient servir de guide pour l'attribution des parasites à telle ou telle famille de Péridiniens libres, *loc. cit*, p. 440. »

Nous sommes complètement d'accord avec Chatton sur ces principes : *forme des dinospores*, *structure nucléaire.*

Nous rappellerons que pour ce qui est des Chlamydomonadinées, des Eugléniens et des Flagellés d'une façon générale, ce sont nos travaux qui ont appelé l'attention sur la valeur en Systématique de la structure nucléaire et du mode de division.

Mais, en ce qui concerne les Péridiniens, nous nous trouvons dans une sorte d'impasse : on est en présence de l'haplomitose, telle que nous la comprenons et de la mitose syndinienne, telle qu'elle a été décrite. Il est évident que si nos résultats sont exacts, ils entraîneront de sérieuses modifications dans la Systématique des Péridiniens parasites.

Il n'est pas jusqu'à la valeur en classification du retour dans une espèce donnée à la forme dinospore qui ne soulève, chez les Péridiniens parasites, un problème extrêmement

complexe, celui des adaptations réalisées à partir du type primitif. Ces adaptations vont, si l'on en juge, par les notions classiques actuelles, jusqu'à un degré où il devient difficile de distinguer le type évolué du Péridinien, d'un Métazoaire inférieur.

Le groupe des Péridiniens parasites se présente donc aux Protistologues comme un merveilleux champ d'explorations susceptibles de nous apporter des surprises.

C. *Le vacuome.* — On a vu dans la partie descriptive de ce mémoire comment se présentait cette formation chez les espèces de Péridiniens étudiés ; nous en retiendrons ici les éléments d'une remarque sur ce que l'on désigne sous le nom de système mucifère, de corps trichocystiques, etc.

Cette remarque nous est fournie par un passage d'un travail récent de CHADEFAUD : « Il n'y a pas lieu, écrit-il (1), de conserver la théorie de P. A. DANGEARD (1929) selon laquelle les corps mucifères des Eugléniens ne seraient qu'une forme particulière du vacuome. Ce sont en fait des sortes de trichocystes, et ceux qui sont iodophiles ne rappellent en aucune façon les éléments du vacuome. D'ailleurs, même dans le cas de ceux qui se colorent au rouge neutre ou au bleu de crésyle, l'argument de P. A. DANGEARD n'est pas valable ; c'est à tort que cet auteur affirme que lorsqu'on trouve des corps mucifères, le vacuome banal fait défaut, comme si les corps mucifères représentaient ce vacuome transformé ; en fait, si on a soin d'alcaniliser suffisamment le bain colorant de bleu de crésyle ou de rouge neutre, en même temps que les corps mucifères, on arrive toujours à colorer les éléments vacuolaires qui en sont tout à fait distincts. »

La critique de CHADEFAUD, qui vise notre interprétation du système mucifère dans son ensemble, a le tort de ne pas

(1) CHADEFAUD, Nouvelles recherches sur l'anatomie comparée des Eugléniens ; les Péranémines (*Revue algologique*, T. XI, 1938, p. 196-197).

tenir compte d'observations nombreuses et de faits dûment constatés.

Cet auteur n'ignore pas cependant la part que nous avons prise autrefois à la connaissance des nosopodes chez les Cryptomonadinées ; il sait encore mieux sans doute quel a été le rôle de Klebs et le nôtre à propos des Eugléniens où il a été possible de suivre dans une espèce la sécrétion du mucus au travers des pores très fins de la membrane. Sans doute, — et l'observation aurait mérité d'être signalée — notre fils Pierre Dangeard a distingué chez ces mêmes Eugléniens, une couronne de fins corpuscules disposés en surface et se colorant vitalement comme les autres vacuoles que nous avions fait connaître ; nous avons continué de les observer par la suite chez de nombreuses espèces en tenant compte du rôle que le vacuome joue dans le métabolisme cellulaire.

Quand on s'attaque à une manière de voir que l'on considère comme inexacte, il est prudent de pouvoir y substituer une conception meilleure. Or, ce n'est pas, il semble, le cas de notre contradicteur dans l'exposé qu'il oppose au nôtre : le voici :

« *d*) Par contre, le fait que les corps trichocystiques des *Peranema* ont, d'après R. P. Hall, des propriétés mitochondriales et, qu'en même temps, ils élaborent une substance rappelant le glycogène, vient renforcer l'idée que j'ai formulée en 1936 et en 1937, d'après laquelle les éléments trichocystiques sont au moins dans une certaine mesure comparables à des corps parasabaux (1). On sait, en effet, que les parabasaux typiques ont des propriétés mitochondriales, et que ceux de certains *Cryptobia* élaborent du glycogène. D'autre part, les dictyosomes des spermatides, homologues à des parabasaux, peuvent élaborer un « acrosome, colorable au rouge neutre. On voit donc qu'on pourrait appliquer aux parabasaux et aux corps trichocystiques des Eugléniens une définition commune ; éléments d'allure mitochondriale, rattachés à l'appareil cinétique et pouvant

élaborer soit une substance iodophile rappelant le glycogène, soit une substance absorbant les colorants du vacuome. » Comme si cet exposé n'était pas suffisamment obscur, Chadefaud ajoute en note des commentaires qui vont à l'encontre de son exposé et laissent perplexe sur sa position actuelle. Dans cette note, ajoutée en bas de page, on lit ceci :

« *Il ne saurait être question d'y voir — il s'agit des trichocystes — purement et simplement des parabasaux, car il paraît certain maintenant que les Eugléniens ont des dictyosomes, strictement homologues à des parabasaux. Cela résulte des recherches de* V. E. Brown (1930) *et de* C. L. Baker (1933) *sur* Euglena gracilis, de V. E. Brown (1930) *sur* Peranema trichophorum *et de* Hollande (1938) *sur diverses Euglènes, Astasimes et Péranemines dont* P. trichophorum *et* Entosiphon sulcatum. *De même, selon* A. Hollande (1938) *les Cryptomonadines qui possèdent des corps trichocystiques, ont en même temps un véritable parabasal ; d'après les descriptions de cet auteur, il serait conformé, chez diverses espèces, à peu près comme le collier péripharyngien, bien connu, des* Cyathomonas, *et souvent très développé. Cela n'empêche que les trichocystes semblent appartenir à une catégorie apparentée aux dictyosomes et aux parabasaux parmi lesquels on constate d'ailleurs l'existence de variétés assez différentes les unes des autres.* »

L'opposition de Chadefaud à nos idées sur les relations qui existent entre le système mucifère et le vacuome s'est produite à un moment où nous disposions de résultats nouveaux empruntés à la famille des Péridiniens ; on les trouvera exposés en détail dans la partie descriptive ; nous allons nous borner à en dégager une impression générale.

Le *Gymnodinium fucorum* s'est montré particulièrement favorable à cette étude et il a été possible de l'étendre à tous les moments du développement : zoospores, sporanges et kystes, p. 21-26.

On voit, dans cette étude, que le système mucifère est l'un des états par lequel passe le vacuome dans son évolu-

tion normale ; les transformations successives étaient particulièrement nettes dans les kystes. Dans le premier stade, le vacuome était constitué uniquement par une couronne de petits corpuscules situés sous la membrane et dont le diamètre ne dépassait pas à ce moment 1,2 µ (Pl. II, Fig. 32-33). Dans le deuxième stade, ces éléments, tout en conservant leur position en surface, avaient grossi (Pl. II, Fig. 34-35). Dans le troisième stade, les vacuoles, en fusionnant, avaient formé un réseau qui entourait les gros globules d'huile dont le kyste était rempli (Pl. II, Fig. 36). Enfin, dans le dernier stade, le réseau, en se contractant, donnait naissance à quelques sphères vacuolaires de grosseur variable occupant une position quelconque (Pl. II, Fig. 37).

Toute cette évolution est conforme à celle que nous avons donnée autrefois du vacuome dans de nombreux exemples empruntés aux Algues, aux Champignons et aux Plantes supérieures. Personne n'ignore surtout parmi les lecteurs du *Botaniste*, que le mouvement ainsi déclenché par nous dans tous les groupes de végétaux, s'est étendu au règne animal où il continue de solliciter l'attention des biologistes.

Or, le système dit mucifère des organismes inférieurs, celui des Péridiniens, en particulier, n'est que le stade initial de cette évolution du vacuome qui succède à une déshydratation plus ou moins poussée de la cellule.

Sans insister davantage sur les caractères du vacuome tels que nous les avons reconnus chez différentes espèces de Péridiniens, nous voulons cependant signaler une propriété du vacuome, susceptible d'entraîner çà et là une erreur de terminologie. A la place occupée par les corpuscules mucifères, colorables par les colorants vitaux, une fixation au Regaud, suivie d'une action plus ou moins prolongée d'hémotoxyline ferrique, met en évidence une couronne de petites sphérules noires que l'on pourrait prendre pour des mitochondries ou des éléments analogues. Nous sommes convaincus cependant qu'il s'agit des corpuscules mucifère

appartenant au vacuome p. 33-34 ; les deux systèmes, sont en effet, superposables.

D. *Le plastidome.* — La production d'amidon paraît être une propriété commune à la plupart des Péridiniens, quel que soit leur mode de nutrition : ainsi, toutes les espèces étudiées dans ce mémoire en possèdent à l'exception cependant de l'*Oxyrrhis marina*, ce qui n'est pas certainement sans signification phylogénétique.

Mais il ne faut pas chercher dans cette formation d'amidon chez les Péridiniens un type uniforme rappelant celui des Chlamydomonadinées ; dans cette dernière famille, les espèces qui ont acquis des chloroplastes et par suite la nutrition holophytique ont perdu la propriété de former l'amidon dans leur cytoplasme ; elle est exclusivement réservée, à partir de ce moment, aux pyrénoïdes et aux chloroplastes.

Il en est différemment chez les Eugléniens, ainsi que nous l'avons fait remarquer autrefois (1) ; les espèces incolores à nutrition hétérotrophe ou purement saprophytique forment du paramylon dans leur cytoplasme ; lorsqu'elles ont eu acquis des chloroplastes et la nutrition holophytique, la production de paramylon s'est trouvée liée directement chez nombre d'espèces à l'assimilation chlorophyllienne, sans que le cytoplasme perde pour cela ses propriétés amylifères ; on a donc eu, de ce fait, une partie du paramylon restée d'origine cytoplasmique, alors qu'une autre partie était due aux pyrénoïdes ou au contact direct des chloroplastes.

Les deux modes, disions-nous, s'enchevêtrent et se confondent et nous ajoutions : Toutefois, il est naturel d'attribuer plus spécialement à la nutrition holophytique les grains de paramylon qui recouvrent le pyrénoïde lorsqu'il existe ; nous ne voyons aucune différence sensible entre la formation de la couche amylacée qui entoure le pyrénoïde d'un *Chlamydomonas* et les deux valves de paramylon qui

(1) P. A. Dangeard, Recherches sur les Eugléniens, *loc. cit.*, p. 308-309.

emboîtent les pyrénoïdes de l'*Euglena velata* ou de l'*Euglena polymorpha*. La substance du pyrénoïde a les mêmes réactions générales dans les deux groupes, et son rôle est analogue certainement dans la production de la zone amylacée, que ce soit de l'amidon ou du paramylon.

Si cette manière de voir est exacte en ce qui concerne les Eugléniens, comme nous le pensons, elle peut s'appliquer tout aussi bien aux Péridiniens.

Là aussi, il existe des espèces, comme le *Gymnodinium fucorum* à nutrition purement saprophytique dont le cytoplasme produit en abondance de l'amidon sans le concours de plastes ; sa répartition dans le corps est tout à fait irrégulière ; tantôt, il est localisé en certains points ; tantôt, il est dispersé un peu partout ; parfois, il forme un cercle à quelque distance de la surface, ou bien encore, il entoure directement le noyau ou se trouve mélangé aux corpuscules vacuolaires (Pl. II, Fig. 30, 31, 38, 41, 43, 47), p. 31.

Le *Gymnodinium hyalinum* qui possède, non plus une nutrition saprophytique comme le précédent, mais une nutrition holozoïque, fournit également de l'amidon dans son cytoplasme ; les grains amylacés, en nombre plus ou moins grand, sont localisés de préférence dans la partie avant du corps, formant une ou plusieurs assises sous le périplaste.

Les difficultés d'interprétation commencent avec les espèces qui possèdent un véritable plastidome, c'est-à-dire des phéoplastes chargés de l'assimilation chlorophyllienne.

Si nous en croyons des observations anciennes, l'amidon chez le *Glenodinium cinctum* se montre, du moins en grande partie indépendant des phéoplastes. L'intérieur du corps, avons-nous noté, à l'époque, renferme un grand nombre de phéoleucites discoïdes situés au voisinage de la membrane ; de nombreux grains d'amidon se trouvent dans les mailles du protoplasma dont la structure paraît ainsi réticulaire ou alvéolaire dans les préparations (Pl. VI, Fig. 5-6), p. 86.

L'indépendance des grains d'amidon à l'égard des phéoplastes existe également dans le *Peridinium cinctum* : alors

que dans cette espèce, ces chromatophores sont sphériques, discoïdes ou cylindriques et disposés en surface sans pénétrer ordinairement en profondeur, les grains d'amidon, de grosseur variable, sont situés au-dessous en une assise ordinairement unique ; phéoplastes et grains d'amidon sont indépendants les uns des autres (Pl. VII, Fig. 21-24 ; Pl. VIII, Fig. 9-11), p. 106-107.

Jusqu'ici, malgré l'existence de la fonction chlorophyllienne dans ces deux espèces, c'est encore dans le cytoplasme que se dépose directement l'amidon et exclusivement du moins en apparence.

Avec le *Discodinium Poucheti*, les choses se compliquent, ainsi que nous l'avons montré dans la partie descriptive, p. 121-123 (Pl. IX et X).

Le plastidome, dans cette espèce marine, est formé de nombreux chromatophores de 4 à 5 μ de diamètre et situés pour la plupart en surface.

Or, si l'on fait agir l'iodure de K, on constate que, selon les individus, les phéoplastes restent jaunâtres ou se colorent en bleu ; ces derniers sont imprégnés d'amidon à un degré variable. Nous assistons donc pour la première fois à une transformation des phéoplastes en gros grains d'amidon.

Or, il y a plus, dans cette espèce marine, il existe au centre du corps un énorme pyrénoïde de 12 à 15 μ de diamètre dont la surface est recouverte d'une assise de grains d'amidon ; un organe de ce genre a déjà été signalé par Geitter, avec la même structure chez le *Peridinium umbonatum*.

Les relations entre la formation d'amidon et les éléments du plastidome, phéoplastes et pyrénoïdes s'accusent donc ici de façon très nette pour la première fois.

Mais, nous ne saurions dire dans quelle mesure, le cytoplasme conserve de son côté la propriété de former directement de l'amidon, conjointement aux éléments du plastidome.

On a bien l'impression, il est vrai, que les granulations

amylacées que l'on rencontre surtout dans les kystes, et parfois en grand nombre, ne peuvent devoir leur origine qu'au cytoplasme ; mais ce n'est pas là une certitude.

De nouvelles recherches seront nécessaires pour établir si la fonction amylogène du cytoplasme a été définitivement supplantée, chez quelques espèces de Péridiniens, par celle du plastidome.

E. *L'ergastome.* — L'étude de cette formation dans le groupe des Péridiniens est assez complexe, ce qui tient pour une large part sans doute aux différences de nutrition qu'on y rencontre.

Ainsi, chez le *Gymnodinium fucorum* qui est une espèce saprophyte, les liposomes se rencontrent à tous les stades du développement associés en nombre variable avec les grains d'amidon ; leur grosseur augmente pendant les périodes de repos ; à l'intérieur de certains kystes, ils sont nombreux, se touchent, ne laissant entre eux qu'un réseau de cytoplasme étroit ; c'est là qu'on retrouve les grains d'amidon amincis et réduits à l'état de plaquettes.

De nos observations à ce sujet, nous avons cru pouvoir tirer cette conclusion que *la quantité d'huile augmente dans la cellule, lorsque la quantité d'amidon diminue* ; il semble que dans certains kystes, l'amidon puisse être entièrement digéré, au bénéfice de la réserve oléagineuse.

Il est assez curieux de constater que l'*Oxyrrhis marina* qui est une espèce à nutrition holozoïque montre de très beaux liposomes en l'absence d'amidon ; nous avons étudié leurs principaux caractères p. 73, Pl. III et IV ; nous n'y reviendrons pas. Mais pour expliquer l'absence de l'amidon chez l'*Oxyrrhis*, on peut invoquer une hypothèse, à laquelle nous venons de penser.

Si ce Péridinien qui est omnivore et avale des algues diverses, fabriquait lui-même de l'amidon, cet amidon dans la digestion ne pourrait guère être traité autrement que celui des algues ingérées : mais cette hypothèse n'est pas

valable pour d'autres espèces, comme le *Gymnodinium hyalinum* : il faut chercher autre chose.

Pour ce qui est des Péridiniens à nutrition holophytique, diverses raisons ne nous ont pas permis de l'étudier en détail pour plusieurs espèces, comme nous l'aurions souhaité.

Mais, ce que nous avons vu pour le *Peridinium cinctum* permet cependant de se rendre compte de ce que représente l'ergastome chez les autres espèces.

Les liposomes se montrent tantôt comme de petites sphérules nombreuses, mélangées aux grains d'amidon et aux phéoplastes, tantôt sous forme de sphères plus grosses et moins nombreuses disposées vers l'intérieur du corps ; ce sont là des caractères de l'ergastome qui ont déjà été reconnus chez différents Péridiniens.

Mais nous attirons l'attention sur la présence fréquente chez ces Péridiniens à nutrition holophytique d'une ou deux grosses sphères à substance plus dense que celle des liposomes ; ces gros globules graisseux sont colorés par différents pigments ; il se pourrait que cette coloration puisse provenir d'un transport de pigment provenant des phéoplastes et analogue à celui que nous avons signalé dans de précédents mémoires.

BIBLIOGRAPHIE

Allen (E. J.), and Nelson (E. W.). 1910. — On the artificial culture of marine plankton organisms. *Journ. Mar. Biol. Assoc.*, 8, 421-474.

Awerinzew (S.). 1906-1907. — Beiträge zur Kenntnis der Flagellaten. *Zool. Anz.*, 834-841, 1 fig. in text.

Bachrach (E.) et Lefèvre (M.). — Recherches sur la culture des Péridiniens (*Rev. Algol.*, V, p. 55, 1931).

Baker (W. B.). 1921. — Studies in the life history of *Euglena*. M. S. S. M. A. thesis, Emory University, 1921.

Belar (K.). 1916. — Protozoenstudien. II. *Arch. f. Prot.*, 36, 241-302, pls 13-21, 5 figs in text.

Blochmann (F.). 1884. — Bemerkungen über einige Flagellaten. *Ztschr. f. wiss. Zool.*, 40, 42-50, pl. 2.

Boeck (W. C.). 1917. — Mitosis in *Giardia microti*. Univ. Calif. *Publ. Zool.* 18, 1-26, pl. 1.

Borgert (A.). 1910. — Kern. und Zell-teilung bei marinen *Ceratium* Arten., *Arch. f. Prot.*. 20, 1-46, pls 1-3.

Bohm (A.). — Die adriatischen Ceratien. *Bot. Arch. Bd.*, 31, Heft. 3-4, 1931.

Brandt (K.). — Die Kolonienbildenden Radiolarien des Golfes von Neapel. *Flora u. Fauna*, XIII, 1885.

— Beiträge zur Kenntniss der Colliden, I, II et III. *Arch. Protistenk*, I, 1902 et VI, 1905.

Butschli. 1885. — Einige Bemerkungen über gewisse Organisationsverhältnisse der sog. Cilioflagellaten und der *Noctiluca*. Morph. Jahrb., 10,529-577, pls 26-28, 4 figs in text.

Calkins (G. N.). 1899. -- Mitosis in *Noctiluca* and its bearing on the nuclear relations of the Protozoa and the Metazoa. *Journ. Morph.*, 15, 711-722, pls 40-42.

Chambers (R.). 1917. — Microdissection studies. II. The cell aster : a reversible gelation phenomenon. *Journ. Exper. Zool.*, 23, 483-506, 1 pl.

Chatton (E.). 1914. — Transformations évolutives et cycliques de la structure péridinienne chez certaines dinoflagellés parasites. C. R. Acad. Sci. Paris, 158, 192-195, 4 figs in text.

Chatton (E.) et Poisson (R.). — Sur l'existence dans le sang des crabes de Péridiniens parasites (*C. R. Soc. Biol.*, CV, nº 32, p. 553, 1930).

Chatton (E.). — Les Péridiniens parasites (*Arch. de Zool. exp. et génér.*, t. 59, p. 1-475, 1920).

— Existence chez les Radiolaires de Péridiniens parasites considérés comme forme de reproduction de leur hôte (*C. R. Acad. Sci.*, CLXX, p. 413, 1920).

Chatton (E.) et Weill (R.). — Sur l'appareil flagellaire des Péridiniens et en particulier du *Polykrikos Schwartzii* et ses relations avec l'appareil nucléaire (*C. R. Soc. Biol.*, t. 91, p. 580, 1924).

Conrad (W.). — Recherches sur les flagellates de nos eaux saumâtres 1e P. Dinoflagellates (*Arch, f. Protistenk.*, Bd. 55, p. 63, 1926).

Cutler (D. W.). — 1919. Observations on the protozoa parasitic in the hind gut of *Archotermopsis wroughtoni* Desn. : Part I *Ditrichomonas termitis*, n. g., n. sp. Quart. *Journ. Micr. Sci.*, 63, 555-588, pls 31-33.

Dangeard (P.-A.). — La nutrition animale des Péridiniens (*Le Botaniste*, 1892).

Dangeard (Pierre). — Coloration vitale de l'appareil vacuolaire chez les Péridiniens marins (*C. R. Acad, Sci.*, Paris, t. 177, 1923).

— Notes sur la variation dans le genre Peridinium (*Bull. Inst Océan.*, 507, 1927).

— Phytoplancton de la croisière du Sylvana (*Ann. Inst. Océanogr. N. S.*, t. IV, fasc VIII, p. 287-403, 54 fig., 1927).

Dobell (C. C.). 1908. — The structure and life-history of *Copromonas subtilis* n. g.. n. sp. : A contribution to our knowledge of the Flagellata. Quart. *Jour. Micr. Sci.*, 52, 75-120, pls 4, 5, 3 figs in text.

Doflein (F.). 1900. — Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. IV. Zur Morphologie und Physiologie der Kern und Zelltheilung. Nach Untersuchungen an *Noctiluca* und andern Organismen. *Zool. Jahrb.*, 14, 1-60, pls 1-4, 23 figs in text.

Dujardin (F.). 1841. — Histoire naturelle des Zoophytes. Infusoires comprenant la physiologie et la classification de ces animaux et la manière de les étudier à l'aide du microscope. *In* « Suites à Buffon » (Paris, Roret), xiii + 684 pp., *Atlas*, 16 p. p. 22 pls.

Dunkerley (J. S.). 1921. — Nuclear division in the dinoflagellate, *Oxyrrhis marina* Duj. Proc. Roy. *Phys. Soc. Edinburgh.*, 20, 217-220, 7 figs in text.

Entz (G.). — Uber die mitotische Teilung von *Ceratium hirundinella* (*Arch. f. Protistenk.*, Bd. 43, p. 415, 1921).

— Zur morphologie u. Biologie von *Peridinium Borgei* (*Arch. f. Protistenk.*, 56, 1926).

— Beiträge zur Kenntniss der Peridineen (Morphologie, Variation, Biologie (*Arch. f. Protistenk.*, Bd. 58, p. 344-440, 1927).

— Bau und Tätigkeit der Geisseln der Peridineen (*Ann. de Protistol.*, vol. 1, fasc. 2-3, p. 175, 1928).

Fauré Frémiet (E.). — *Erythropsis agilis* Hertwig. (*Arch. f. Protistenk.*, p. 24-46, 1919).

Fresenius (G.) 1865. — Die Infusorien des Seewasseraquariums. *Zool. Gart.*, 6, 82-89, 1 pl.

Hall (R. P.). — Binary fission in *Oxyrrhis marina* Duj. *Univ. of Calif. Publ. in Zool.*, vol. 26, pp. 281-324, pl. 26-30, 7 fig., 1925.

— Mitosis in *Ceratium hirundinella* O. F. M. with notes on nuclear phenomena in encysted forms. *Ibid.*, vol. 28, pp. 29-64, pl. 5-9, 5 fig., 1925.

— 1923. - Morphology and binary fission of *Menoidium incurvum* (Fres.) Klebs. *Univ. Calif. Publ. Zool.*, 447-476, pls 40-41. 2 figs in text.

Hofker (J.). — Uber *Noctiluca scintillans* Macartney. *Arch. f. Protistenk.*, 71, p. 57, 1930.

Hovasse (R.). — Les Péridiniens intracellulaires. Zooxanthelles et *Syndinium* chez les Radiolaires coloniaux (*Bull. Soc. Zool. Fr.*, Paris, t. 48, 1923).

Hovasse (R.) et Teissier (G.). — Péridiniens et Zooxanthelles (*Ibid.*, 1923, p. 716).

— Sur la position systématique des Xanthelles (*Bull. Soc. Zool.*, France, XLVIII).

Huber (G.) et Nipkov (Fr.). — Experimentelle Untersuchungen über Entw. und Formbildung von *Ceratium hirundinella* (*Flora oder allgem. Botan. Zeit. N. F.*, XVI, p. 114-215, 1923).

Huth (W.). — Zur Entwickelungsgeschichte der Thalassicollen (*Arch. Protistenk.*, XXX, 1913, p. 1-112).

Jollos (V.) 1910. — Dinoflagellatenstudien. *Arch. f. Prot.*, 19, 178-206, pls 7-10.

Jorgensen (E.). — Mediterranean Ceratia (Rep. on the danisch. *Ocean Exped.*, 1920).

Kent (W.), Saville. 1880-1882. — A manual of the Infusoria (London, Bogue), 1, 1-472 ; 2, 473 913 : 3, pls 1-50.

Keysselitz (G.). 1908. — Studien über Protozoen. Aus dem Nachlass von Fritz Schaudinn. *Arch. f. Prot.*, 11, 334-350, pls 19-21.

Klebs (G.). — Uber flagellaten u. Algen-ähnliche Peridineen. *Verh. Naturhist. Heidelb.*, N. F., Bd. II, 1912.

Kofoid (C. A.). — A new morphological interpretation of *Noctiluca. Univers. of California, Public in Zool.*, 1920.

— 1910. — Significance of certain forms of asymmetry of the dinoflagellates. *Proc. 7th Intern. Zool. Cong.* Boston, 1910, 928-931.

— 1916. — The biological and medical significance of the intestinal flagellates. *Proc. 2 d Pan-American Sci. Cong.*, 10, 546-565.

Kofoid (C. A.), and Swezy (O), 1915 a. — Mitosis in *Trichomonas. Proc. Nat. Acad. Sci.*, 1,315-321, 9 fig. in text.

— 1915 b. — Mitosis and multiple fission in trichomonad flagellates. *Proc. Am. Acad. Arts and Sci.*, Boston, 51,289-378, pls 1-8, 7 figs in text.

— 1919 a. — Studies on the parasites of the termites II. On *Trichomitus termitidis*, a polymastigote flagellate with a highly developed neuromotor system. *Univ. Calif. Publ. Zool.*, 20, 21-40, pls 3-4, 2 figs in text.

— 1919 b. — Studies on the parasites of termites, III. On *Trichonympha campanula* sp. nov. *Ibid.*, 20, 41-98, pls 2-12, 4 figs in text.

— 1919 c. — Studies on the parasites of termites. IV. On *Leidyopsis sphaerica* gen. nov., sp. nov. *Ibid.*, 20, 99-116, pls 13-14, 1 fig. in text.

— 1921. — The free-living unarmored dinoflagellates *Mem. Univ. Calif.*, 5, viii + 562 pp., 12 pls, 388 figs in text.

Lauterborn (R). — Kern und Zellteilung bei *Ceratium* hirundinella. 1898.

Lebour (M.). – The Dinoflagellates of Northern Seas (Plymouth, 1925).

Lefèvre (M.). — Contribution à la flore des Péridiniens de France (*Rev. Algol.*, II, n°s 3-4, 1925).

— Monographie des espèces d'eau douce du genre *Peridinium* (*Archives de Bot.*, 210 p., 6 pl., 1932).

Lindemann (E.). — Péridiniales (Engler u. Prantl. Naturl. Pfl. fam., 2e édit. Leipzig, 1928).

— Experimentelle Studien über die Fortpflanzungsercheinungen der Süsswasserperidineen auf Grund von Reinkulturen (*Arch. f. Protistenk.*, 68, p. 1-105, 1929).

Mangin (L.). — Modifications de la cuirasse chez quelques Péridiniens (*Intern. Rev. Hydrob.*, Bd. IV, 1911).

Minchin (E. A.) 1912. — An introduction to the study of the Protozoa (London, Arnold), *xi* + 520 pp., 194 figs, in text.

Nagler (K.) 1912. — Ein neuartiger Typus der Kernteilung bei *Chilomonas paramecium*. *Arch. f. Prot.*, 25, 295-315, pls 12, 13, 1 fig. in text.

Pascher (A.). — Uber eine neue Amöbe (*Dinamöba varians*) mit dinoflagellatenartigen Schärmern (*Arch. f. Protistenk*, Bd. 36, 1925).

— Die braune Algenreihe aus der Verwandschaft der Dinoflagellaten (Dinophyceen) (*Arch. f. Protistenk.*, 58, p. 1, 1927).

— Von einer neuen Dinococcale (*Cystodinium phaseolus*) mit zwei verschiedenen Schwärmertypen (*Arch. f. Protistenk,*, 63, p. 241, 1928).

Pavillard (J.). — Recherches sur les Péridiniens du Golfe du Lion (*Trav. Inst. Botan. Univ.*, Montpellier, mém. n° 4, 1916).

— *Pronotiluca* et *Noctiluca* (*Bull. Soc, Bot. Fr.*, 4e s , t. XXII, 1922).

Rhodes (R. C.). 1919. — Binary fission in *Collodictyon triciliatum* Carter. *Univ. Calif. Publ. Zool.*, 19, 201-274, pls 7-14, 4 figs in text.

Schaudinn (F.). 1896. — Uber das Centralgorn der Heliozoen, ein Beitrag zur Centrosomenfrage. *Verh. deutsch. zool. Gesell.*, Bonn, 1896, 113-130.

Schiller (Jos.). — Die Planktonischen Vegetationen des adriatischen Meeres. *C. Dinoflagellata*, I. Adiniferidea ; Dinophysidaceae (*Archiv. f. Protistenk.*, Bd. 61, 1928).

— *Ibid. C. Dinoflagellata.* Systematischer Teil. Gymnodiniales (mit. 37 fig. u. T 5) Bd. 62, 1928, p. 119.

Schilling (J. A.). — Dinoflagellata. (Peridineae) Heft 3. Die Susswasserflora Deutschlands und (Iena, 1913).

Senn (G.), 1911. — *Oxyrrhis*, *Nephroselmis* und einige Euflagellaten. *Ztschr. f. wiss. Zool.*, 97, 605-672, pls 20-31, 8 figs in text.

Stiasny (G.). — Ueber die Beziehung der sog. « gelben zellen » zu den kolonienbildenden Radiolarien (*Ibid.*, XIX, 1910).

Sweza (O.), 1915 *a*. — Binary and multiple fission in *Hexamitus*. *Univ. Calif. Publ. Zool.*, 16, 71-88, pls 9-11.

Swezy. 1915 *b*. — On a new trichomonad flagellate, *Trichomitus parvus*, from the intestine of amphibians. *Ibid.*, 16, 89-94, pl. 12.

Wilson (C. W.). — 1916. On the life-history of a soil amoeba. *Uuiv. Calif. Publ. Zool.*, 16, 241-292, pls 18-23.

Woloszinska (J.). — New species of Peridineae, with remarqs on the structure of the outer membrane in *Gymnodinium* and *Glenodinium* (*Bull. Acad. Sc. de Cracovie*, série B, 1917).

PLANCHES HORS TEXTE

PLANCHE I

Fig. 1-10. — *Gymnodinium fucorum* Kuster. Différents aspects du stade d'activité.

Fig. 11-14. — Dédoublement du flagelle longitudinal.

Fig. 15-19. — Sporanges passant au stade de repos ; en 19, grandes vacuoles et granules amylacés.

Fig. 20-21. — Sporanges avec quatre embryons.

Fig. 22-24. — Sporanges avec huit embryons.

Fig. 25-26. — Enkystement d'un sporange avec formation de deux embryons, digestion de l'amidon en minces plaquettes : augmentation de la quantité d'huile.

Fig. 27-28. — Kystes avec quatre embryons : même comportement des réserves.

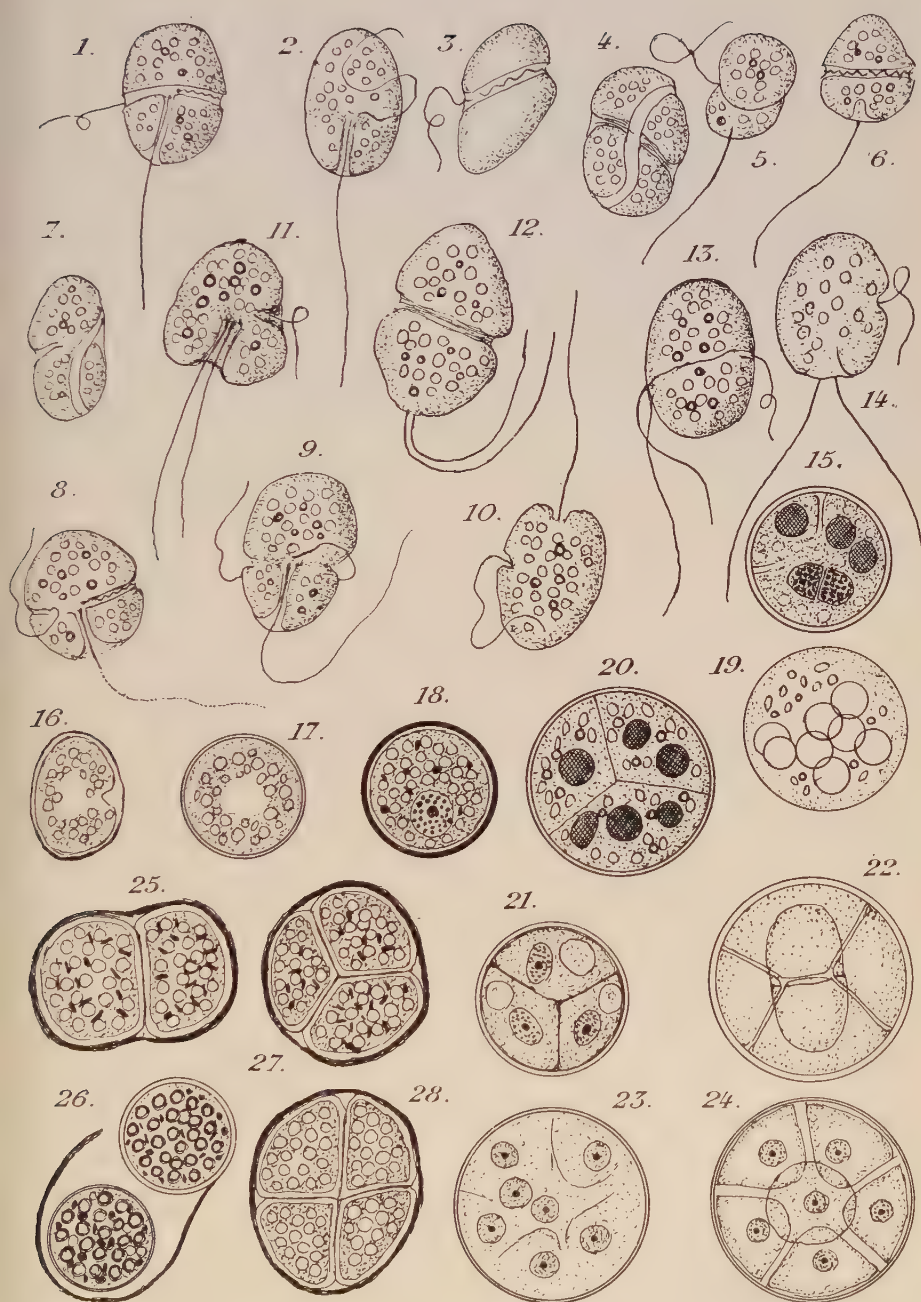

1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
10.
11.
12.
13.
14.
15.
16.
17.
18.
19.
20.
21.
22.
23.
24.
25.
26.
27.
28.

PLANCHE II

Fig. 1-12. — Le noyau et sa division dans les sporanges, après différents fixateurs : la structure, avec l'alcool comme fixateur et coloration à l'hématoxyline semble homogène : la structure avec fixateur à base d'acide chromique est granuleuse.

Fig. 13-16. — Structure mûriforme avec chromomères distincts.

Fig. 17. — Montre un sporange de taille réduite, avec granules d'amidon.

Fig. 18-24. — Tous les stades de l'haplomitose avec des chromomères orientés en spirème ou disposés parallèlement avant la rupture médiane. Les chromomères associés en chaînettes se distinguent admirablement, soit au naturel, soit après les vapeurs d'acide osmique.

Fig. 25-28. — Le vacuome à ses débuts dans les zoospores. Système mucifère.

Fig. 29-31.— Stades plus avancés dans les sporanges : passages à des vacuoles plus grosses.

Fig. 32-37. — Evolution du vacuome dans les kystes : cette évolution se poursuit au milieu des gros globules d'huile dont les kystes sont remplis.

Fig. 38-47. — Répartition irrégulière de l'huile et de l'amidon dans d'autres kystes ; en 38 l'huile et l'amidon se trouvent localisés, en des points différents.

Fig. 42. — Sphères d'huile à contour plissé.

Fig. 43. — Grandes vacuoles, granules amylacés et petits liposomes.

Fig. 44-47. — Vacuoles et granules d'amidon.

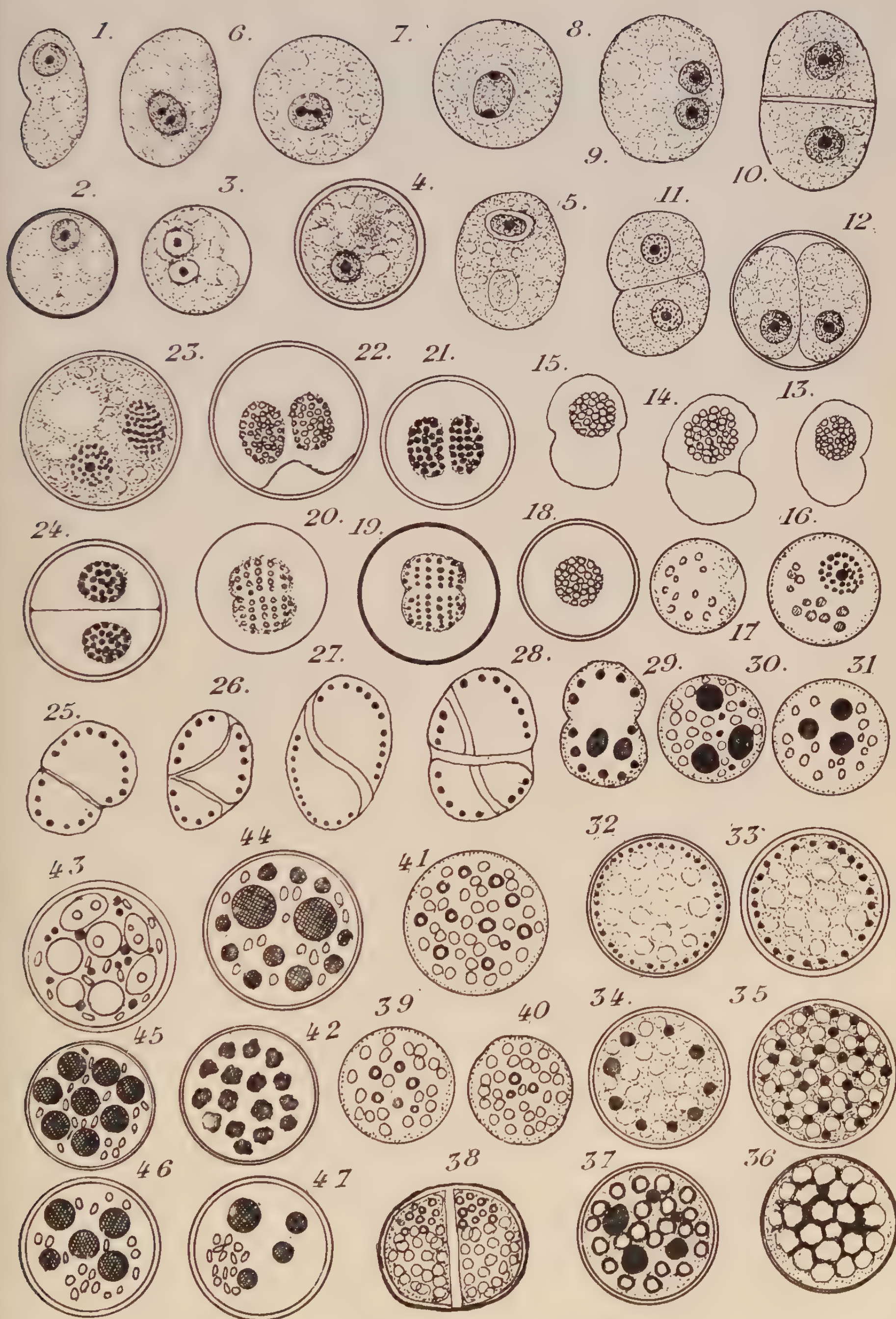

1.
6.
7.
8.
9.
10.
2.
3.
4.
5.
11.
12.
23.
22.
21.
15.
14.
13.
24.
20.
19.
18.
16.
17
27.
28.
29.
30.
31
25.
26.
44
43
41
32
33
39
40
34.
35
45
42
46
47
38
37
36

PLANCHE III

Fig. 1-7. — Morphologie générale de l'*Oxyrrhis marina*.
Fig. 6-12. — Sa nutrition par ingestion de diverses algues.
Fig. 13-15. — Expulsion d'un *Hymenomonas roseola*.
Fig. 16-18. — Le corps reprend sa forme ordinaire.
Fig. 19-21. — Ingestion d'un *Brachiomonas* déformé.
Fig. 22. — Le noyau s'allonge en vue de la division.
Fig. 23. — Production de nombreux nosopodes.
Fig. 24-26. — Sporanges, gamétanges et fusion des gamètes chez le *Brachiomonas*.


1
2.
24.
25.
26.
27.
E
V
V
3.
4.
5.
A
E
R
8.
V
b
a
6.
9.
10.
11.
V
R
12.
7.
23.
13.
14.
15.
16.
17.
18.
19.
20.
21.
22.

PLANCHE IV

Fig. 1-10. — *Oxyrrhis marina* Dujardin. Différents aspects des individus selon la position qu'ils occupent. Noter l'insertion des deux flagelles à la base du lobule. Noyau avec ses chromomères associés en fines chaînettes diversement orientées.

Fig. 11. — Deux noyaux superposés, sans trace de division du corps.

Fig. 12. — Deux individus restés réunis après la division.

Fig. 13. — Dédoublement du flagelle longitudinal suivant toute sa longueur.

Fig. 14. — Le flagelle longitudinal est dédoublé sauf au sommet : le flagelle transverse est dédoublé dans sa moitié supérieure : il est encore indivis dans sa moitié inférieure.

Fig. 15. — A, Le flagelle longitudinal qui, son extrémité, se prolonge en une sorte de long stylet, est dédoublé partout ailleurs, ses deux moitiés s'écartent largement dans la partie médiane ; B, Un flagelle avec la présence de l'axe qui précède le dédoublement.

Fig. 16-17. — Deux individus vus en surface pendant les débuts de la bipartition.

Fig. 18. — Noyau à la prophase avec ses chaînettes de chromomère parallèle au grand axe ; allongement du nucléole.

Fig. 19. — Rupture équatoriale des chaînettes avant la séparation des deux moitiés.

Fig. 20-22. — Eloignement des deux noyaux-frères.


V
O
2
L
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
10.
11.
12.
13.
14.
15.
A
B
16.
17.
18.
R
19.
20
21.
22.

PLANCHE V

Fig. 1-17. — Le *Gymnodinium hyalinum* Schilling. Morphologie générale, avec vacuoles alimentaires ; structure du noyau avec ses nucléoles excentriques.

Fig. 18-21.— Division nucléaire par haplomitose.

Fig. 22-24. — Reconstitution des deux noyaux-frères.

Fig. 1-15. — *Gymnodinium Vorticella.* Morphologie générale, ingestion et rejet des aliments, structure du noyau.

Fig. 16-23. — Stades successifs de l'enkystement.

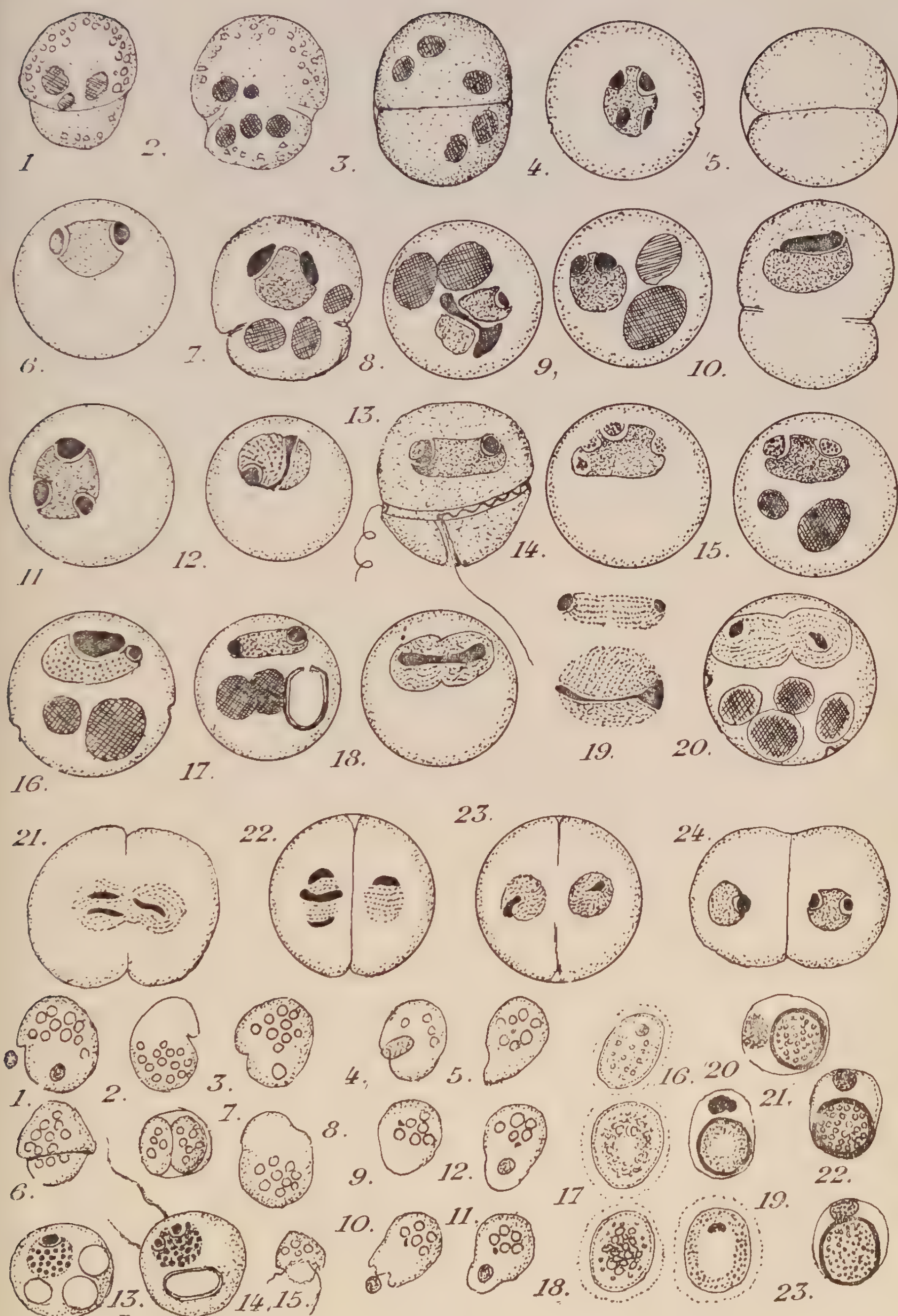

1
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9,
10.
11
12.
13.
14.
15.
16.
17.
18.
19.
20.
21.
22.
23.
24.
1.
2.
3.
4.
5.
16.
20
21.
6.
7.
8.
9.
12.
17
19.
22.
10.
11.
13.
14,15.
18.
23.

PLANCHE VI

Fig. 1-4. — Le *Glenodinium cinctum* Ehrb. — Morphologie générale et blépharoplastes.

Fig. 5-12. — Individus de diverses tailles. Structure en peloton du noyau au stade de repos : pas de chromomères visibles.

Fig. 13. — Disposition plus ou moins parallèle des filaments précédant la division.

Fig. 14-17. — Formation de deux embryons et comportement du noyau.

Fig. 18-21. — Kystes de grosseur variable. La structure du noyau se conserve pendant tout le développement.

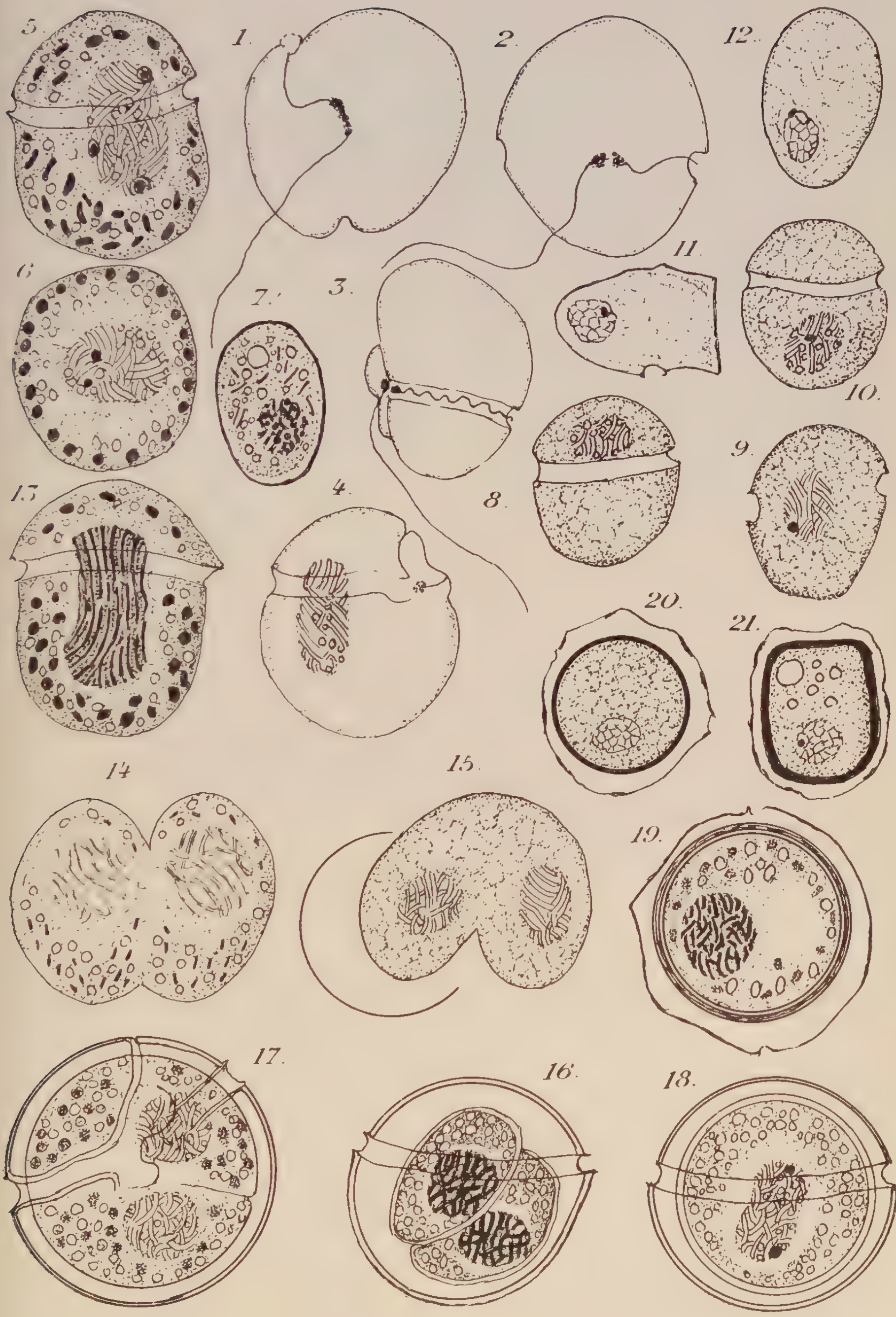

1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
10.
11.
12.
13.
14
15.
16.
17.
18.
19.
20.
21.

PLANCHE VII

Fig. 1-11. — Le *Glenodinium* de Hovasse. La structure du noyau est identique à celle du *Glenodinium cinctum*.
Fig. 12. — La division du noyau à l'anaphase ; axe nucléolaire.
Fig. 13-14. — Le parasite du Péridinien.
Fig. 15-20. — On distingue les deux stades du *Glenodinium cinctum* (15 et 16) des quatre stades du *Peridinium cinctum* (17 à 20) à la différence de structure des noyaux.
Fig. 21. — Le *Peridinium cinctum*. Structure d'un kyste avec noyau, phéoplastes en couronne ; amidon et liposomes mélangés.
Fig. 22. — Même structure générale.
Fig. 23. — Un kyste rempli d'amidon, traité par l'iodure de K.
Fig. 24. — En surface, le système mucifère avec de fines granulations.


1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9
10.
11.
12
13.
14.
15.
16.
17.
18.
19.
20.
21.
22.
23.
24.

PLANCHE VIII

Fig. 1-8. — Le *Peridinium cinctum.* — Remarquer la structure et l'importance des blépharoplastes. Noter également la structure du noyau avec des chromomères très fins et très nombreux dont l'orientation en chaînettes est peu marquée.

Fig. 9. — Un kyste qui abandonne sa carapace ; chromatophores superficiels ; grains d'amidon et grosse sphère d'huile.

Fig. 10. — Chromatophores en assise superficielle : grains d'amidon au-dessous avec une douzaine de vacuoles se colorant au bleu de crésyl.

Fig. 11. — Chromatophores, amidon et petits liposomes entremêlés. Beau noyau avec trois nucléoles.

Fig. 12. — Noyau avec quatre nucléoles.

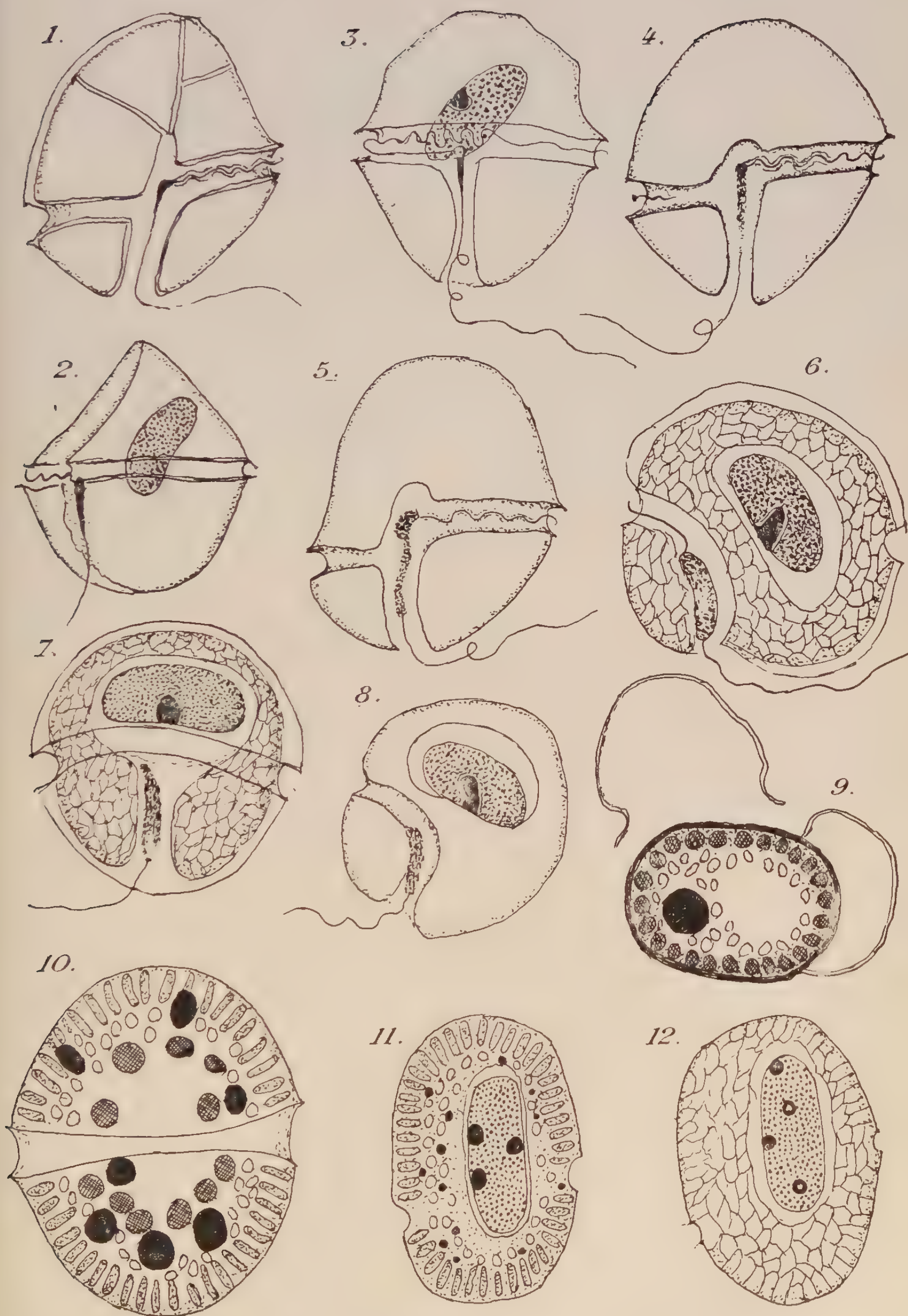

1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
10.
11.
12.

PLANCHE IX

Le *Discodinium Poucheti* nov. gen. nov. sp.

Fig. 1. — Le corps lenticulaire est vu d'en haut en surplomb ; position très rare, mais qui permet de mieux voir les relations du sillon longitudinal et de l'ampoule qui représente le sillon transverse.

Fig. 2-3. — La lentille vue par son bord droit et par son bord gauche.

Fig. 4. — La lentille vue de face, avec noyau N, chromatophores C, liposomes L et pyrénoïde P.

Fig. 5-7. — Quelques aspects de l'ampoule et du sillon annulaire.

Fig. 8. — Noyau N, pyrénoïde P, chromatophores C.

Fig. 9. — Gros grains d'amidon dispersés ; pas de pyrénoïde.

Fig. 10. — L'amidon n'existe qu'autour du pyrénoïde.

Fig. 11. — Présence du parasite P A ; quelques grains d'amidon dispersés et pyrénoïde normal.

Fig. 12. — Quelques rares plastes.

Fig. 13. — Nombreux plastes amylifères C. ; V. grande vacuole.

Fig. 14. — Plastes amylifères : grains d'amidon du pyrénoïde.

Fig. 15. — La coque du parasite accolée au noyau.

Fig. 16. — Le tortillon T de signification inconnue.

Fig. 17. — Le noyau vu par l'une de ses extrémités.

Fig. 18. — Un beau pyrénoïde, nombreux chromatophores amylifères.

Fig. 19. — Amidon en digestion : noyau à la prophase avec son nucléole allongé ; 2 vacuoles.

Fig. 20. — Noyau en prophase avec son nucléole divisé : filaments chromatiques parallèles.

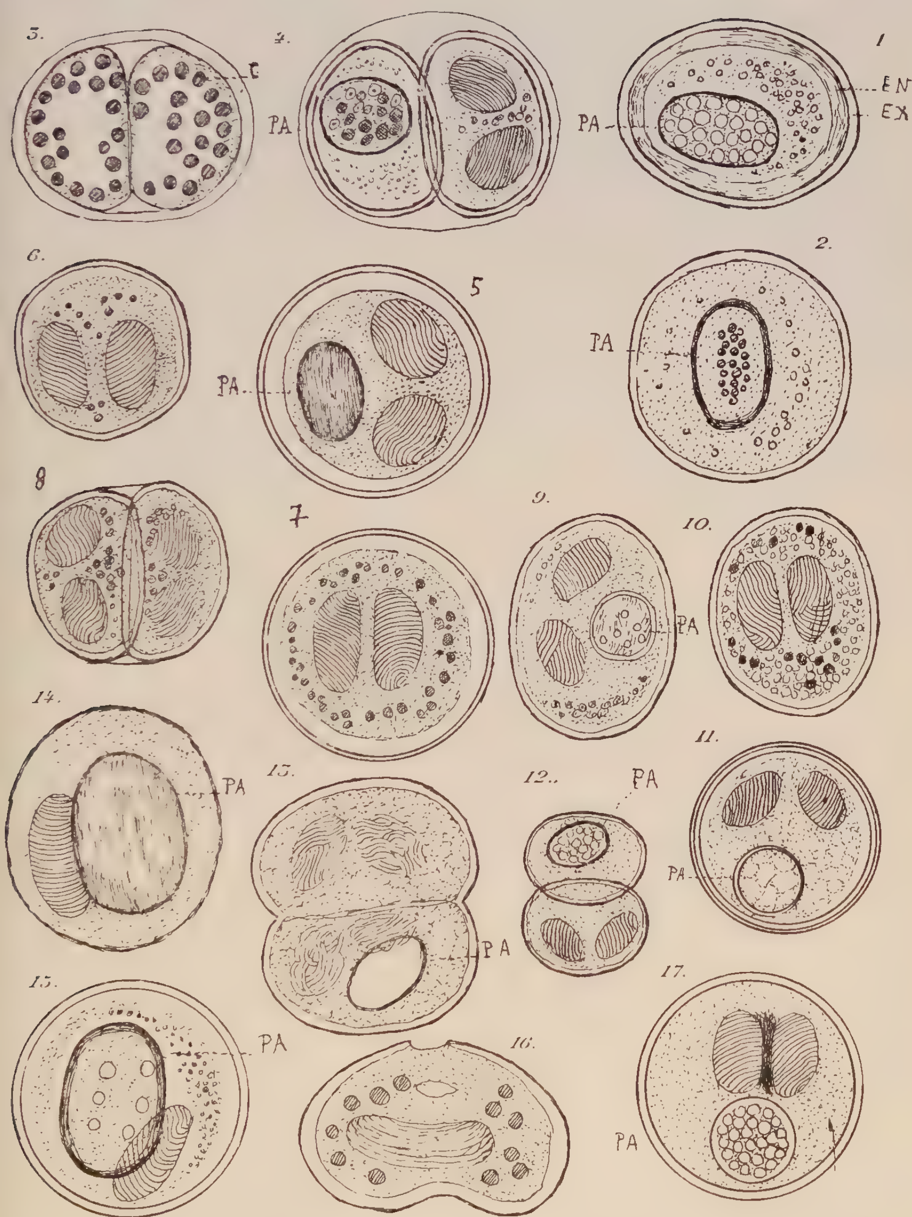
Fig. 21. — Les deux noyaux frères sont séparés ; enroulements des spirèmes.


4.
3.
2.
1.
S'
S"
S
S
S'
C
L
P
L
C
N.
5.
6.
7.
11
8.
P
10.
9.
PA
P
A
N
C
O
12
15.
14.
13.
C
C
V
N
PA
19.
O
17.
16.
T
18.
V
20
A
N
A
P
21.

PLANCHE X

Le *Discodinium Poucheti* (Suite).

Fig. 1. — Un kyste entouré de ses deux membranes. PA, parasite.
Fig. 2. — Kyste avec le parasite contenant des granules d'amidon.
Fig. 3. — Kyste contenant deux embryons normaux avec chromatophores.
Fig. 4. — L'un des embryons ne contient que le parasite : le second renferme deux noyaux.
Fig. 5. — Kyste indivis renfermant deux noyaux et un parasite.
Fig. 6-7. — Kystes à deux noyaux ; cytoplasme contenant des granulations d'amidon.
Fig. 8-12. — Kystes à différents états de leur développement.
Fig. 13. — Les deux noyaux de chaque embryon en fin d'haplomitose.
Fig. 14. — Kyste renfermant la grosse coque brune striée du parasite au contact du noyau.
Fig. 15. — *Id.*
Fig. 16. — Début d'haplomitose.
Fig. 17. — Les deux noyaux frères se sont rapprochés après la division : en bas le parasite.


3.
4.
1
C
PA
PA
EN
EX
6.
5
2.
PA
PA
8
7
9.
10.
PA
14.
PA
13.
12..
PA
11.
PA
PA
15.
17.
PA
16.
PA

Le gérant : P. A. Dangeard.

2867. — Imp. Jouve et Cie, 15, rue Racine, Paris. — 12-1938

Le genre *Vaucheria*, spécialement dans la région du sud-ouest de la France.

par P. DANGEARD

Le genre *Vaucheria* est bien connu des algologues et les caractères de l'appareil végétatif et de la reproduction fournissent des données classiques maintes fois décrites. Une des particularités bien établie des *Vaucheria* est la grande uniformité du thalle siphoné dans les différentes espèces qui ne peuvent être distinguées le plus souvent à l'état stérile. La distinction des espèces est actuellement fort avancée et elle résulte des travaux successifs de distingués naturalistes parmi lesquels nous citerons particulièrement les noms de WALZ (1886), WORONIN (1869, 1880), NORDSTEDT (1879), GÖTZ (1897), HEIDINGER (1908), HEERING (1921). Par leurs descriptions ils ont contribué à préciser les caractères des espèces que leurs devanciers depuis VAUCHER (1803) et DE CANDOLLE (1805) avaient tant bien que mal reconnues et décrites. En outre, ils ont fixé les caractères de nouvelles espèces qu'ils avaient découvertes.

L'exposé systématique d'ensemble le plus complet pour les espèces d'Europe est celui de HEERING (1906) dans les *Süsswasseralgen Schleswig-Holsteins*, complété et résumé dans la *Süsswasserflora* de PASCHER (1921). Depuis cette époque on relève seulement deux monographies plus ou moins inspirées de cet exposé : celle de Miss BROWN (1929) et celle de K. HOPPAUGH (1930) consacrée aux espèces cali-

forniennes. Un très petit nombre d'espèces nouvelles non encore décrites en Europe s'y trouvent mentionnées. Si l'on veut bien noter que ces deux monographies tirent la plus grande part de leur substance des travaux antérieurs, on sera conduit à considérer le classement établi par Heering (1921) comme la base actuelle la plus sûre de la systématique du genre *Vaucheria*. Nous y joindrons pour le compléter le classement des espèces marines et submarines de la flore française par G. Hamel (1931). Enfin, de Toni dans le *Sylloge Algarum* (p. 393, 1889) a donné les diagnoses des espèces décrites à cette époque.

Etant donné l'état de la question que nous venons de résumer, on peut se demander pour quelles raisons nous avons entrepris à notre tour une sorte de monographie du genre *Vaucheria*. En réalité nous avons été amené à cette étude par la découverte que nous avons faite il y a deux ans de chloroplastes pourvus de pyrénoïdes chez le *V. sphærospora* Nordst. var. *dioïca* Rosenv. Depuis cette époque nous avons cherché à connaître le plus grand nombre possible d'espèces du genre *Vaucheria* pour y rechercher ce même caractère des plastes signalé chez le *V. sphærospora*. C'est ainsi que nous étions conduit à montrer que ce caractère existait chez trois autres espèces marines, mais qu'il faisait défaut chez toutes les formes d'eau douce. Cependant notre étude s'étendait ; la région du Sud-Ouest semblait une mine presque inépuisable d'espèces ; d'autre part la nécessité de distinguer les formes rencontrées nous montrait certaines lacunes ou insuffisance des descriptions antérieures. En effet, si des espèces comme *V. synandra*, *V. De Baryana* et quantité d'autres possèdent des particularités de la reproduction extrêmement nettes qui, jointes aux descriptions excellentes et très complètes dont elles ont bénéficié, permettent de les identifier aisément, il n'en est pas de même pour les espèces de la section *Racemosae*, comme *V. geminata*, V. *hamata*, *V. terrestris*, *V. uncinata* ; les limites des espèces sont imprécises, la variabilité est grande et l'on peut se deman-

der s'il ne serait pas nécessaire de réviser ces espèces. Nous pensons avoir contribué à débrouiller ce groupe en décrivant une nouvelle espèce, *V. pseudo-geminata*.

Notre intention première était de publier un simple catalogue des espèces rencontrées dans le Sud-Ouest, afin de faciliter la détermination sans être obligé de recourir aux ouvrages étrangers. Cependant nous avons peu à peu élargi notre programme primitif pour diverses raisons. Tout d'abord nous avons accordé une attention particulière aux caractères cytologiques ; en effet, puisque les espèces de *Vaucheria*, bien qu'en apparence semblables pour les caractères végétatifs, se différencient aisément dès que la reproduction entre en jeu, on peut supposer qu'une étude cytologique ou histo-chimique plus précise fera apparaître des distinctions qui nécessairement existent dans les protoplasmes. C'est pourquoi nous avons consacré à de nombreuses espèces des études sur leurs constituants cellulaires, plastes, noyaux, chondriosomes, inclusions diverses. La forme des chloroplastes donne quelques indications assez nettes, de même la taille des noyaux, le mode de formation des gouttelettes d'huile, les inclusions vacuolaires ; mais si l'on obtient ainsi certaines indications, il n'en reste pas moins presque impossible de déterminer une *Vaucheria* stérile.

On connaît mal quelles sont les espèces de *Vaucheria* qui vivent en France. Pour les formes marines et submarines, G. Hamel (1931) a rassemblé les données connues. Parmi ces formes plusieurs que nous avons trouvées dans le Sud-Ouest n'avaient pas encore été signalées en France (*V. sphærospora*, *V. intermedia*, *V. coronata*). Les espèces d'eau douce sont certainement abondantes un peu partout et pourtant les algologues les ont souvent négligées. Il est d'ailleurs difficile de savoir où et quand elles ont été signalées et, par exemple, c'est tout à fait par hasard que nous avons relevé une note de Gabriel (1923) dans laquelle *V. De Baryana* est cité comme très commun aux environs de Marseille.

De Wildeman l'indique également comme fréquent aux environs de Nancy. Pour d'autres espèces comme *V. Woroniniana*, *V. Dillwynii*, V. *ornithocephala*, nous n'avons trouvé aucun renseignement sur des stations françaises. Il est bien certain toutefois que l'on trouverait dans les herbiers et dans les *exsiccata*, peut-être sous des noms différents, des échantillons de la plupart de ces algues qui ne sont pas spécialement rares (1).

Nous avons eu recours d'autre part à l'obligeance de M. l'abbé Frémy qui connaît fort bien les Algues d'eau douce de Normandie : il nous a signalé que de Brébisson et Godey (Algues des environs de Falaise, 1835) ont mentionné et décrit (pp. 11-13) les 7 espèces suivantes : *V. cæspitosa* D. C., *sessilis* Ag, *Dillwynii* Ag, *hamata* D. C., *terrestris* D. C., *clavata* D. C. Lui-même nous a communiqué la liste de 11 espèces qu'il a récoltées en Basse-Normandie, où la plupart sont communes. Il est fait état de ces stations dans notre Mémoire.

Le genre *Vaucheria* a été divisé en sections et sous-sections d'après les caractères des organes reproducteurs et surtout ceux des anthéridies. Les auteurs de cette subdivision du genre sont Walz, Solms-Laubach, Heidinger, Hansgirg, Nordstedt. Certains de ces groupements paraissent très naturels, comme celui des *Racemosae* que Walz établit pour toutes les espèces dont les organes sexués sont groupés à l'extrémité de branches latérales. La section des *Woroninia* Solms-Laubach est dans le même cas, car elle renferme trois espèces qui ont entre elles des affinités évidentes. D'autres sections (*Androphorae* Nordstedt, *Globiferae* Heidinger), établies chacune pour une espèce unique, traduisent au contraire l'absence d'affinités de ces espèces très particulières avec leurs congénères.

Nous avons adopté les sections et sous-sections déjà con-

(1) Les Crouan dans la florule du Finistère citent 15 espèces dont plusieurs malheureusement correspondent à des types mal définis à cette époque.

nues, sans modifications, mais nous avons dû créer une section nouvelle (*Contortae*) pour une espèce nouvelle : *V. arcassonensis*.

Les *Vaucheria* ne peuvent être déterminés en toute rigueur qu'au moyen de leurs organes sexués, néanmoins certains caractères végétatifs peuvent servir de guide, comme la taille des siphons, les chloroplastes pourvus ou non de pyrénoïdes, l'habitat, l'apparence de la végétation dans les conditions naturelles, etc.

Voici dans cet ordre d'idées quelques indications qui pourront rendre service dans l'identification des espèces.

A. Espèces dont les chloroplastes sont pourvus de pyrénoïdes.

V. Thuretii.
V. sphærospora.
V. piloboloides.
V. litorea.

Le *V. dichotoma* pourrait également rentrer dans cette catégorie, mais jusqu'à présent il n'a pas été examiné à ce point de vue ; il en est de même du *V. Schleicheri.* L'examen d'échantillons d'herbier n'a pas pu nous renseigner à ce sujet.

B. Essai de groupement des espèces d'après la taille des siphons.

Filaments très fins (18-28 μ) :

V. de Baryana.
V. prolifera.

Filaments fins (28-45 μ) :

V. pseudo-geminata.
V. hamata.
V. sphærospora.
V. coronata.

V. Dillwynii.
V. intermedia.

Filaments moyens (35-60 μ) :

V. aversa.
V. arcassonensis.
V. sessilis.
V. terrestris.

Filaments gros (50-80 μ) :

V. sessilis var.
V. Thuretii.
V. uncinata.
V. synandra.
V. geminata.
V. litorea.

Filaments très gros (> 80 μ) :

V. sessilis var.
V. Schleicheri.
V. dichotoma.

C. Groupement des espèces d'après leur écologie.

Espèces terrestres (parois des fossés, talus, jachères, vignes, etc.)

V. prolifera.
V. pseudo-geminata.
V. terrestris.
V. Dillwynii.
V. de Baryana.
V. hamata.
V. sessilis fa repens.

Espèces aquatiques ou de lieux inondés (fossés, ruisseaux, etc.).

V. sessilis.
V. geminata.

V. uncinata.
V. aversa.

Espèce aquatique de profondeur :
V. Schleicheri.

Espèces franchement marines :
V. piloboloides, V. Thuretii.

Espèces submarines (voisinage de la mer, eaux saumâtres) :
V. litorea, V. dichotoma, V. arcassonensis, V. synandra, V. coronata, V. intermedia, V. sphærospora.
(cette dernière également loin de la mer et dans l'eau douce).

Clé dichotomique du genre **Vaucheria**.

A. — Anthéridies formées sur un rameau spécial (androphore) .... *V. synandra.*
A. — Anthéridies non groupées sur un rameau spécial.
B. — Anthéridies ayant un espace vide à la base.
Chloroplastes pourvus de pyrénoïdes.......... V. *sphærospora, V. litorea, V. piloboloides.*
Chloroplastes sans pyrénoïdes .... *V. coronata. V. intermedia.*
B. — Anthéridies sans espace vide à la base.
C. — Organes reproducteurs sur des rameaux spéciaux partant du filament principal.
D. — Anthéridies s'ouvrant par plusieurs pores............ *V. Woroniniana, V. de Baryana.*
D. — Anthéridies s'ouvrant seulement à l'extrémité.
E. — Oogone sans bec développé.
F. — Oogones dressés....... V. *geminata.*
F. — Oogones réfléchis .... *V. terrestris.* .... *V. hamata. V. uncinata.*

E. — Oogone avec un bec développé autour de l'orifice terminal après fécondation. .... *V. pseudo-geminata.*

C. — Organes reproducteurs sur le filament principal.

D. — Organes reproducteurs terminaux à l'origine, devenant ensuite latéraux.... *V. prolifera.*

D. — Organes reproducteurs formés en des points quelconques des filaments.

E. — Anthéridie globuleuse en forme de sac. .... *V. Dillwynii.*

E. — Anthéridie non globuleuse, cylindrique ou ovoïde, droite ou courbée.

F. — Anthéridie sessile.

Anthéridie en tube cylindrique, droit ou courbé.. *V. aversa, V. ornithocephala.*

Anthéridie ovoïde......... *V. Thuretii,* .... *V. dichotoma. V. Schleicheri.*

F. — Anthéridie pédonculée.

G. — Oogone sessile........ *V. sessilis.* .... *V. borealis.*

G. — Oogone ordinairement pédonculé...... .... *V. arcassonensis.*

Sect. **Woroninia** Solms-Laubach.

Vaucheria Thuretii Woronin Fig. 1 (M, N, O, P, R).

Woronin, M. — Bot. Zeit., XXVII, 1869.

Le *Vaucheria Thuretii* est une espèce marine, que l'on trouve à marée basse sur le sable vaseux où elle couvre de grandes étendues mélangée à des Cyanophycées comme le *Microcoleus chtonoplastes.* Nous l'avons récoltée particulièrement à Andernos et à Gujan-Mestras (bassin d'Arcachon). Cette espèce n'a pu être reconnue et déterminée que sur les échantillons fructifiés au moment de la récolte : en

effet les cultures au laboratoire ne réussissent pas pour plusieurs raisons sans doute, dont la principale est l'habitat très particulier de cette algue sur de la vase noire et fétide, conditions impossibles à maintenir au laboratoire,

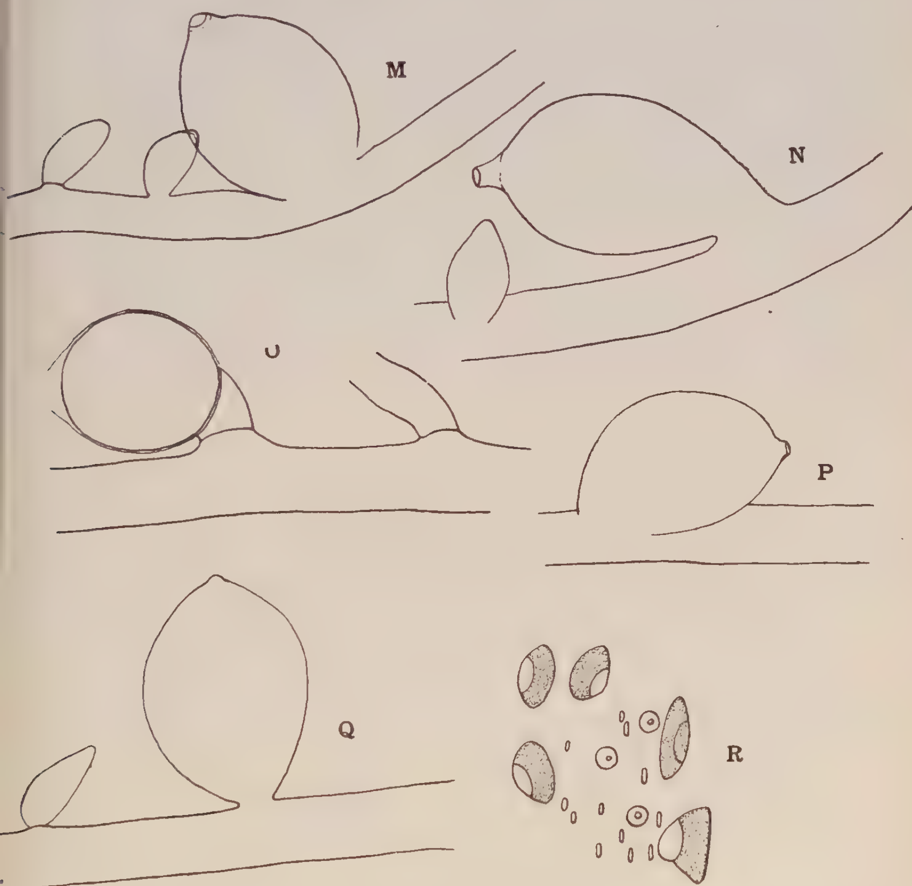


Fig. 1. — M, N, O, P ; *Vaucheria Thuretii* × 120 ; Q, *V. Schleicheri* × 80 ; R, cytoplasme de *V. Thuretii* × 1200.

même pendant quelques jours : les Cyanophycées toujours abondantes sur ce milieu se développent vigoureusement et étouffent promptement la Vauchérie.

Chez le *V. Thuretii* les filaments sont assez gros (diam. 60-75 μ sur nos échantillons) et ils renferment des plastes verts pourvus de pyrénoïdes (Fig. 1, R). Les noyaux sont assez souvent accompagnés de globules de corps gras comme chez le *V. sphærospora.* Les organes sexués sont situés au voisinage les uns des autres sur le même filament ; l'anthéridie est en forme de bouteille et s'ouvre à son sommet ; l'oogone d'abord piriforme présente à maturité une papille incolore, réfringente à l'extrémité d'un bouton mucilagineux saillant (Fig. 1, M) : ses dimensions sont en moyenne de 150 μ de large sur 250 μ de long. Nous avons eu d'autre part l'occasion d'assister à la déhiscence de l'anthéridie : les anthérozoïdes petits et très vifs s'échappent par l'orifice de déhiscence, tandis que demeurent dans l'anthéridie divers résidus dont les restes de plastes encore verts non utilisés.

Des *Vaucheria* à chloroplastes semblables à ceux de *V. Thuretii* mais non fructifiées ont été encore rencontrées à l'embouchure de la Leyre (région saumâtre du bassin d'Arcachon), à la Teste, à Hendaye dans la Bidassoa.

Le *V. Thuretii* présente une multiplication asexuée par des aplanospores (certains disent des akinètes) formés à l'extrémité de courts rameaux susceptibles de se détacher à leur base. Ce mode de reproduction est encore insuffisamment connu et nous ne l'avons pas rencontré dans nos récoltes.

D'après G. Hamel (1931) le *V. Thuretii* se rencontre dans diverses stations des côtes de la Manche et de l'Atlantique et aussi en Méditerranée.

Vaucheria dichotoma (L.) Agardh.

Solms-Laubach. — Bot. Zeit., 1867.

Le *Vaucheria dichotoma* est une grosse espèce dont les filaments atteignent jusqu'à 2 ou 300 μ de diamètre. Il a été

particulièrement décrit par Solms-Laubach en 1867. La forme marine a été plus spécialement décrite par Hauck (*Meeresalgen*, p. 412, Fig. 182, 1885).

Nous n'avons pas rencontré le *V. dichotoma* dans la région du Sud-Ouest, de sorte que nous en donnerons la description suivante empruntée à G. Hamel (1930, p. 99) : « Espèce dioïque. Touffes atteignant plusieurs centimètres de hauteur. Filaments de 50-160 μ. Anthéridies sessiles et latérales, sans cellule stérile à la base, ovales ou en forme de citron, droites, avec un pore apical. Oogones presque sphériques, larges de 200-280 μ, latérales, droites. Oospores remplissant presque tout l'oogone. »

Les stations françaises du *V. dichotoma* f. *marina* sont, d'après Hamel, la côte normande entre Honfleur et Trouville, Saint-Vaast-la-Hougue, l'étang de Saint-Chamas.

Vaucheria Schleicheri de Wildeman (Fig. 1, Q).

Wildeman, De. — Bull. de l'herb. Boissier, III, 1895, p. 588-592, pl. XVI, fig. 1-10.

Dangeard, P. — Note sur le *V. Schleicheri* de Wildeman. Le Botaniste, 16, 1925.

Cette espèce a été décrite par de Wildeman (1895) d'après des échantillons contenus dans l'herbier Schleicher, conservé à l'Université de Lausanne. Elle se trouvait mélangée à une autre Vauchérie, *V. racemosa* Hass., qui avait été récoltée « *in fossis Vallesiae* et à Noville ». Par suite de cette confusion il est impossible de savoir quel était l'habitat exact de cette algue. De Wildeman pensait qu'elle avait pu être récoltée dans des eaux saumâtres, étant donné, dit-il, qu'il existe en Valais et dans les environs de Noville, des salines qui déversent leurs eaux dans la plaine du Rhône en y formant des marais salés. C'est, dit De Wildeman, la première fois que l'on signale au milieu des terres, une forme voisine de *V. Thuretii*. Il la décrit et la distingue de *V. Thuretii* sa plus proche voisine par les dimensions plus

grandes des filaments et des organes sexués et par la forme des oogones et des anthéridies. L'oogone est globuleux et non piriforme comme chez le *V. Thuretii* ; en outre l'anthéridie présente un mode de déhiscence spécial ; elle est fermée en effet tout d'abord par un cal assez épais, puis elle s'ouvre à l'extrémité en restant obturée par un diaphragme qui disparaît à son tour.

Nous avons découvert cette très rare espèce en 1925 dans le lac d'Annecy où elle vit en plusieurs points dans la profondeur par 18-20 mètres de fond : c'est là un habitat singulier pour une Vauchérie. En automne cette espèce était stérile, tandis qu'au mois de juillet elle a été récoltée pourvue d'organes sexués. La description que nous en avons faite (*loc. cit.*) sur des échantillons vivants a confirmé dans l'ensemble la description originale. L'oogone sphérique ou ovoïde est sessile ou brièvement pédicellé, dressé et portant à maturité une papille saillante à son sommet (Fig. 1, Q). L'anthéridie est sessile, de forme oblongue, plus ou moins allongée, quelquefois dressée, mais plus souvent inclinée de façon variable sur l'axe du filament. La déhiscence de l'anthéridie est due à la formation à son sommet d'un bouchon gélatineux formé par gélification de la paroi qui se dissout ensuite dans sa région externe, puis, peu de temps après, dans sa région interne constituant une sorte de diaphragme dont l'existence n'est que momentanée.

Le *V. Schleicheri* est une algue monoïque, dont les filaments allongés peuvent atteindre une grande longueur sans se ramifier ; leur diamètre est de 120-170 μ. Les oogones latéraux, solitaires ou géminés ont de 280 à 340 μ de diamètre et contiennent des oospores sphériques à membrane brune. Les anthéridies situées au voisinage des oogones ont 50-80 μ de diamètre et 140-170 μ de longueur. Le lac d'Annecy est jusqu'à présent la seule station connue en France.

SECT. **Tubuligerae** Walz.

Vaucheria aversa Hassall (Fig. 2, P, Q).

HASSALL. — Brit. Freshw. Alg., p. 54, t. VI, fig. 5, *V. ornithocephala* B *aversa* Kützing, in Spec. Algar., p. 488. *V. rostellata* Kütz.
GÖTZ. — 1897, p. 108, fig. 12.

Cette espèce a été récoltée dans un ruisseau d'eau douce, dans une prairie à Arès. Elle doit être assez répandue dans

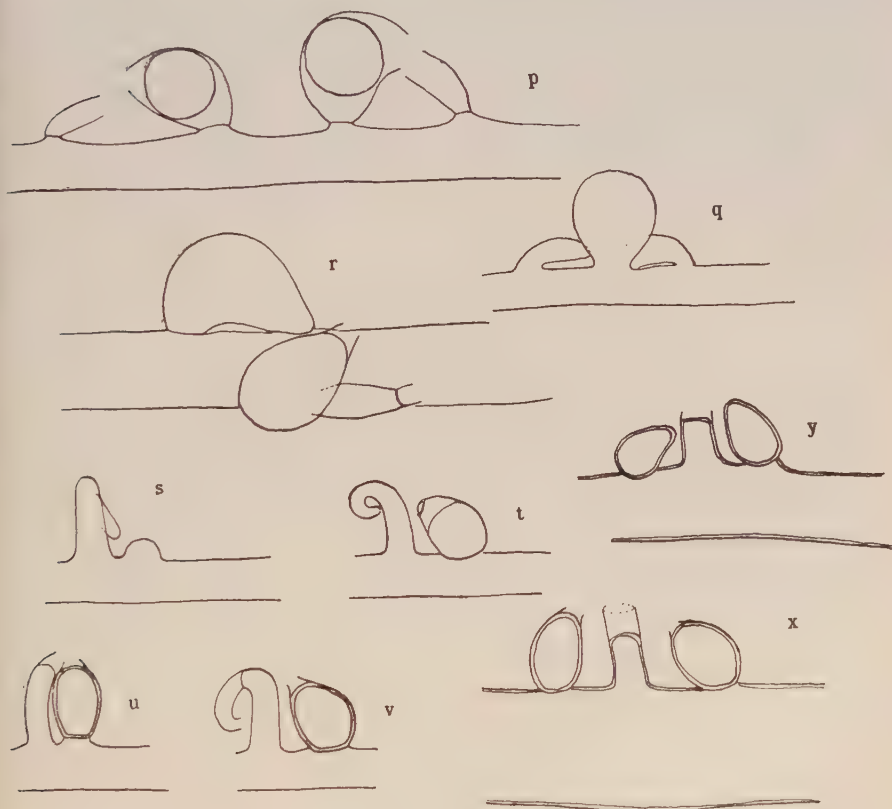


FIG. 2. — *p*, *q*, *V. aversa* × 120 ; *r*, *V. ornithocephala* × 120 ; *s*, *t*, *u*, *v*, *x*, *y*, *V. sessilis* × 120.

la région, car nous l'avons retrouvée à la Hume au mois de février 1938, puis dans des cressonnières à Saint-Médard-

en-Jalle. L'oospore sphérique ne remplit pas complètement l'oogone ; tout d'abord colorée en vert, il apparaît ensuite à son intérieur de nombreux grains de pigment orangé ; la membrane est assez épaisse mais simple. Les anthéridies cylindriques s'ouvrent à leur extrémité. Les filaments renferment des plastes verts fusiformes ou elliptiques, allongés, sans pyrénoïdes. Lorsque se forment des organes sexuels, leur emplacement est indiqué, avant toute apparition de protubérances, par une zone où se sont accumulées les gouttelettes de corps gras. Les siphons avaient de 35 à 50 μ de large sur nos échantillons et l'oospore 60-65 μ de diamètre.

Nous citerons encore les stations des landes de Lessay (Manche) et de Ledringhem (Nord), d'après P. Frémy.

Vaucheria ornithocephala Agardh (Fig. 2, *r*).

Agardh. — Syn. Alg. Scand., 1817, p. 49 (*Vauch. sericea* Lyngbye ; *V. polysperma* Hassal).
Walz. — 1867, pl. XIII, fig. 20-24.

Le *Vaucheria ornithocephala* est voisin de l'espèce précédente. Nous l'avons observé seulement à Floirac dans un fossé en mélange avec d'autres espèces parmi lesquelles dominait le *V. De Baryana*. Les plastes elliptiques, moins allongés que chez *V. aversa* sont dépourvus de pyrénoïdes.

D'après Le Jolis (1885), p. 66, le *V. ornithocephala* (Ag.) croît dans les eaux saumâtres du littoral à Saint-Vaast-la-Hougue. Il serait assez commun en Normandie dans les eaux douces et saumâtres d'après P. Frémy.

Sect. **Corniculatae** Walz.

Subs. **Sessiles** Walz

Vaucheria sessilis De Candolle (Fig. 2, *s-y*).

Le *Vaucheria sessilis* représente l'espèce la plus connue du genre, surtout parce que c'est elle qui a servi de sujet

pour l'étude la plus complète de la reproduction sexuée et asexuée : outre qu'elle est assez commune, cette espèce fournit facilement des organes sexués et des zoospores. On trouve le *V. sessilis* principalement dans les fossés d'eau courante, dans les cascades des ruisseaux et aussi dans l'eau stagnante et sur la terre humide et, dans ce cas, souvent mélangé à d'autres espèces terricoles. Dans les fossés d'eau douce le développement de cette espèce produit des coussinets épais d'un vert sombre formés de filaments intriqués et qui se détachent facilement.

Le *Vaucheria sessilis* présente de grandes variations pour la taille de ses filaments et pour la forme de l'oogone dont le bec terminal tourné du côté de l'anthéridie est le plus souvent orienté obliquement (Fig. 2) (*forma genuina* Hansgirg), ou parfois horizontalement (*forma repens* (Hassall) Hansgirg), ou même vers le haut (*forma clavata* (Klebs) Heering) et (*forma orthocarpa* (Reinsch) Heering). Toutes ces variétés ont parfois été considérées comme espèces distinctes ; pour notre part, loin de penser que ces espèces soient justifiées, nous serions plutôt tenté de n'accorder qu'une valeur très limitée aux variétés elles-mêmes. Toutefois, parmi les nombreuses formes observées nous mentionnerons celle qui provenait d'une récolte faite à Arès (mars 1939) (Fig. 2, *y*). Cette forme ou variété était remarquable par ses oogones insérés obliquement sur les filaments ; ceux-ci étaient d'autre part relativement gros (fig. *y*) et les anthéridies situées à l'extrémité d'un rameau anthéridien assez court (1).

La formation des organes sexuels chez le *V. sessilis* s'accompagnerait de la production d'un « protoplasme granuleux » spécial appelé par OLTMANNS « Wanderplasma »

(1) La même variété (Fig. 2, *x*) a été retrouvée à Floirac dans un ruisseau d'eau courante en juin : les filaments atteignaient jusqu'à 120 μ de diamètre et les oogones étaient relativement petits, puisqu'ils mesuraient en moyenne 80 μ de long. Cette variété ne nous paraît correspondre exactement à aucune de celles qui ont été distinguées jusqu'ici.

lequel pénétrerait dans l'oogone jeune, puis en ressortirait avant la formation de la cloison basale, entraînant avec lui les noyaux surnuméraires. Nous avons effectivement constaté la présence dans l'ébauche de l'oogone d'une sorte de précipité finement granuleux,mais cette sorte d'émulsion, au lieu d'être constituée de protoplasme, représente sans doute un dépôt accumulé dans la vacuole centrale : ce dépôt apparaît tout d'abord dans le filament principal, et pénètre ensuite dans la protubérance destinée à produire le jeune oogone.

Nous avons assisté à la déhiscence de l'oogone qui est suivie à quelques instants d'intervalle de la déhiscence de l'anthéridie : une certaine quantité de cytoplasme hyalin qui occupe le sommet de l'oogone est émise au dehors au moment où se rompt la membrane et il en résulte la formation d'une sorte de chambre limitée par les bords largement ouverts de la papille oogoniale. Après la fécondation, l'oospore, entourée d'une membrane propre, perd sa coloration verte, devient grisâtre, en même temps qu'une tache rougeâtre ou brunâtre se développe dans sa partie centrale.

La forme de l'anthéridie de *V. sessilis*, recourbée en crosse, est caractéristique de la section des *Corniculatae* distinguée par Walz et dans laquelle il convient également de placer le *V. borealis* Hirn.

Vaucheria borealis Hirn (Fig. 3).

Hirn, K. E. — Meddel. Soc. Fauna et Flora Fennica, 26, 1900, p. 87, fig. 2.
Hoppaugh, K. W. — Americ. Journ. Bot., 17, pl. 24, fig. 5, 1930.

Le 3 août 1926 nous avons récolté dans les prairies de Val d'Isère (Haute-Savoie) une Vauchérie qui formait des gazons atteignant 1 cm. à 1 cm. 1/2 de hauteur, mélangés avec quelques *Spirogyra* au bord d'un ruisseau d'eau courante. Les filaments dressés s'élèvent perpendiculairement sur des solons rampants plus ou moins incolores ; ces fila-

ments se ramifient assez régulièrement dans leur partie supérieure où ils donnent des branches situées dans des plans différents. En outre des sortes de cloisons, sans doute incomplètes, s'observent de place en place.

Les organes sexués rappellent ceux de *V. sessilis*, et l'anthéridie surtout est tout à fait comparable à celle de cette espèce (Fig. 3) ; elle est tubuleuse, recourbée, et s'ouvre à son extrémité par un large orifice arrondi. L'oogone sessile

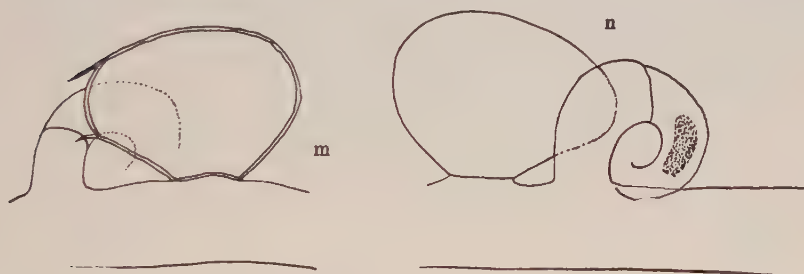


Fig. 3. — *m*, *n*, *V. borealis*.

est ovoïde et son grand axe parallèle au filament ; après fécondation l'oospore soudée à la paroi de l'oogone est entourée d'une épaisse membrane à plusieurs épaisseurs. Les notes que nous avons prises en 1926 n'indiquent pas les dimensions des siphons ni de l'oogone. Il n'est pas douteux cependant qu'il s'agit bien du *V. borealis* Hirn.

C'est la première mention de cette espèce en France. Elle a été observée tout d'abord en Finlande, puis en Amérique dans les régions montagneuses et aussi plus récemment en Californie au niveau de la mer (Hoppaugh, 1930).

Les dimensions données par Heering sont les suivantes : filaments, de 60-141 μ d'épaisseur ; oogones, 11-138 μ de large sur 148 à 163 μ de longueur.

Subsect. Racemosae Walz.

V. hamata (Vaucher) D. C. (Fig. 4 et 5).

Vaucher. — Hist. des Conferves d'eau douce, p. 26, Pl. II, Fig. 2.
Götz, H. — 1897, p. 119, Fig. 31-32.

Cette espèce a été trouvée à Floirac dans un fossé, également à Arès près du bassin d'Arcachon, vivant sur le sable humide. La récolte de Floirac se composait d'un mélange d'espèces parmi lesquelles dominaient *V. Woroniniana* et *V. De Baryana.*

On reconnaît assez facilement le *V. hamata* aux rameaux recourbés en hameçon qui supportent les oogones : ceux-ci sont ovoïdes et le plus souvent convexes-concaves (Fig. 4) ; à maturité ils se détachent avec l'oospore au centre de laquelle on observe une tache brunâtre ou noirâtre. La branche anthéridienne située un peu au-dessous de l'insertion de l'oogone, était enroulée en spirale sur nos échantillons. Cette espèce peut montrer des oogones géminés ou plus rarement disposés par trois (d'après Heering) et dans ce cas elle doit être difficile à distinguer de *V. uncinata.* Les siphons renferment des plastes allongés sans pyrénoïdes.

Le *V. hamata* montre quelques variations. Dans la récolte faite à Arès sur le sable humide, quelques organes sexués se trouvaient étagés à deux niveaux différents (Fig. 4 *l*) ; dans d'autres cas c'est seulement une anthéridie supplémentaire qui s'observe sur le trajet du rameau fertile. Enfin au mois de novembre 1938, nous avons récolté à Tresses-Mélac, sur la terre, dans une vigne, des coussinets de *V. hamata* abondamment fructifié et présentant des caractères un peu particuliers par suite de la présence d'oogones multiples, parfois au nombre de quatre autour d'une même anthéridie (Fig. 4, *o*) et par suite aussi des nombreux étages d'organes sexués qu'on pouvait rencontrer sur un même rameau fertile (Fig *n*). Il serait peut-être nécessaire



FIG. 4. — *V. hamata* × 120 (sauf la fig. *g* × 240) ; les fig. *j*, *l*, *n*, *o*, représentent la *fa circinnata*.

d'en faire une variété *circinnata*. Les oogones mûrs détachés laissent des cicatrices au sommet de moignons recourbés.

Le rameau anthéridien de *V. hamata* varie également

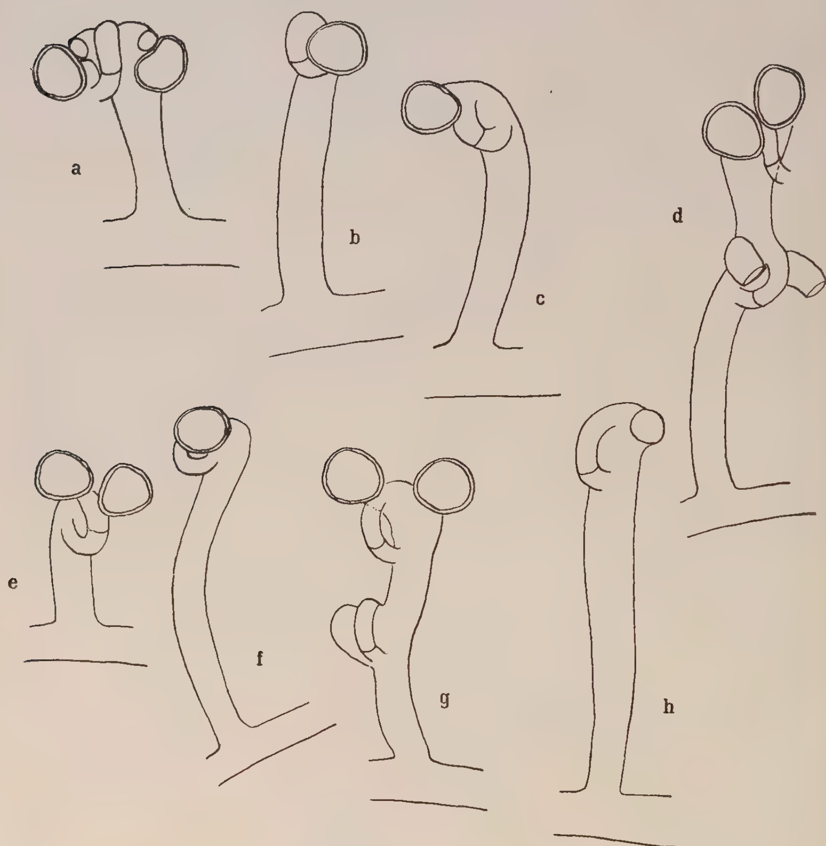


Fig. 5. — *a*, *b*, *c*, *d*, *e*, *f*, *g*, *h*, *V. hamata*, diverses variétés ; *a*, *b*, *c*, *h*, récolte de Banyuls ; *d*, récolte de Tresses (Gironde) ; *e*, *f*, Jardin Botanique de Bordeaux ; *g*, embouchure de la Leyre, toutes les fig. × 120.

suivant qu'il se présente avec un enroulement simple à un seul tour ou bien formant deux tours de spires très serrés en colimaçon (Fig. 4, *a*, *c*).

Le *V. hamata* produit des aplanospores ovoïdes, relativement grosses (160 µ long sur 120 µ large) dont nous n'avons pas observé le mode de formation, mais que nous avons rencontrées détachées, au voisinage de filaments appartenant à cette espèce. Ces aplanospores germent en un filament sur lequel peuvent apparaître de bonne heure des organes sexuels.

Voici quelques dimensions des siphons pour diverses stations où nous avons récolté cette Vauchérie : Arès (35-40 µ) ; Jardin Botanique de Bordeaux (30 µ) ; Tresses (30 µ) ; Floirac (31-37 µ). Pour les oogones la largeur variait de 36 à 54 µ et la longueur de 48 à 72 µ. Le *V. hamata* est une algue essentiellement terrestre, abondante sur la terre humide en Gironde, pendant la période allant de l'automne au printemps. Elle est presque toujours à l'état fructifié quelle que soit l'époque de la récolte.

Vaucheria terrestris Lyngbye em. Walz (Fig. 6, et Pl. XIV, E, F).

Lyngbye. — Hydroph. dan., p. 77, Pl. 21, 1819.
Walz. — 1867, Pl. XIII, Fig. 18-19.
Götz. — 1897, p. 121, Fig. 35-36.

Le *Vaucheria terrestris* est une espèce commune que nous avons rencontrée fréquemment, notamment à Floirac sur la terre humide d'un fossé, également dans un fossé de la route de Libourne à Landon, à Talence sur les bords d'un ruisseau, près de Blanquefort dans une cressonnière, à Coupian sur la terre humide au bord d'un ruisseau, à Floirac sur la terre et très fructifiée en mars, etc. Les siphons sont généralement riches en globules gras et les plastes, dépourvus de pyrénoïdes sont en forme de fuseaux à extrémités effilées. L'oogone est recourbé de manière que son orifice soit tourné vers le bas, mais de telle sorte que cette courbure est ordinairement moins accentuée que chez *V. hamata* ; un

autre caractère différentiel est fourni par la branche anthéridienne qui est souvent enroulée dans le même plan que la

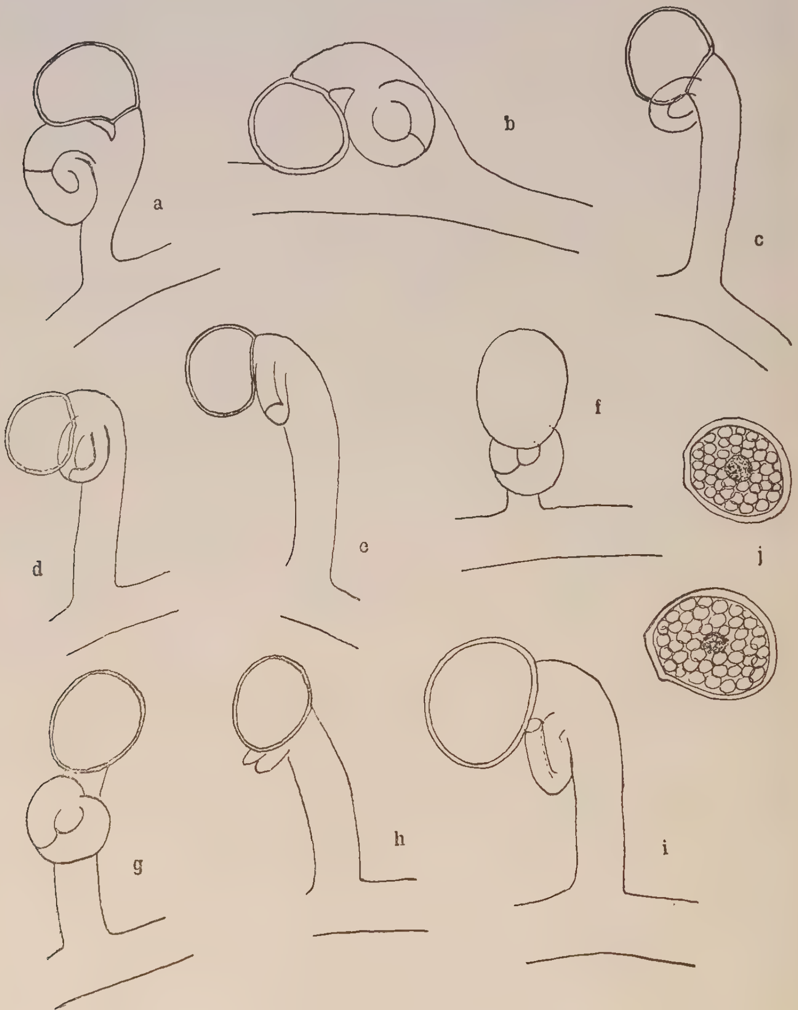


Fig. 6. — *a-j*, *V. terrestris* × 120 ; en *j*, deux oogones détachés avec leur membrane gélifiée.

branche supportant l'oogone ; cependant cette disposition n'a rien de constant et l'anthéridie peut être également enroulée dans un plan perpendiculaire, comme le montrent

les figures (Fig. *a-i*). C'est donc à tort, à notre avis, que l'on prétend distinguer le *V. terrestris* du *V. hamata* par ce caractère. La vraie distinction réside dans la taille plus élevée du *V. terrestris* (filaments et oogones), dans la présence d'un seul oogone chez cette espèce en même temps que le rameau reproducteur est d'ordinaire peu allongé. L'oogone à maturité chez le *V. terrestris* se détache tout entier avec l'oospore et sa membrane externe réfringente et d'apparence stratifiée se gélifie fortement, ce qui fournit encore un caractère différentiel avec *V. hamata*. La reproduction asexuée n'est pas connue chez le *V. terrestris*, tandis que le *V. hamata* forme fréquemment des aplanospores.

Nous avons observé chez cette espèce une forme anormale de rameau reproducteur qui était ramifié et portait deux oogones accompagnés chacun d'une anthéridie, tandis qu'une troisième anthéridie était insérée au niveau de la bifurcation.

Nous avons étudié spécialement le cytoplasme de *V. terrestris* : nous y avons observé deux sortes d'éléments très peu réfringents, les uns sont colorables vitalement et leur forme est généralement celle de fuseaux, les autres ne fixent pas les colorants vitaux et leur forme est le plus souvent sphérique. Ces derniers seraient les chondriosomes que Mangenot a observés dans le *V. terrestris* et qu'il distingue des corps mucifères par leur absence d'affinités pour les colorants vitaux. Dans l'observation vitale les chondriosomes peuvent être reconnus assez facilement, car ils sont un peu plus réfringents que les corps mucifères (physodes) (Pl. XIV, E. F).

Dans les rhizoïdes on peut suivre chez *V. terrestris* la régression des plastes et leur transformation en petits bâtonnets ou corps fusiformes incolores ou presque incolores. Alors que dans les filaments assimilateurs les plastes ont une taille variable, mais qui ne descend guère audessous de 5 à 6 µ de longueur sur 2 ou 3 µ de largeur,

dans les régions incolores les plastes diminuent fortement dans toutes leurs dimensions et ils se décolorent presque complètement gardant seulement une légère teinte jaunâtre. Dans certains siphons même nous avons observé en certains points des plastes tout à fait incolores en bâtonnets ou en fuseaux. Leur taille descend à 2 ou 3 μ de longueur sur 1, à 1,5 μ de largeur.

Deux faits attirent en outre l'attention chez le *V. terrestris* : tout d'abord l'apparence striée du cytoplasme dans les régions d'active circulation ; cette apparence qui est commune à la plupart des Vauchéries, comme nous le verrons dans la suite, est due à la présence de fils cytoplasmiques très fins, le long desquels circulent toutes les inclusions de petite taille ; un autre fait qui nous paraît intéressant et non encore signalé dans cette espèce est la présence de gouttelettes de corps gras adhérant aux chloroplastes de telle manière qu'ils semblent bien être produits par le plaste lui-même : il n'est pas rare en effet d'observer certaines gouttelettes qui sont logées dans une excavation de la substance plastidiaire (Fig. E, F, Pl. XIV), ou tout au moins dans une dépression du plaste. Nous retrouverons des phénomènes semblables chez d'autres espèces, particulièrement chez *V. uncinata*.

Les dimensions que nous avons observées pour le *V. terrestris* sont les suivantes : la largeur des siphons varie de 42 à 60 μ et les oogones ont une longueur de 84 à 120 μ, sur 60 à 75 μ de large.

Vaucheria uncinata Kützing (Fig. 7 et Fig. G, Pl. XI).

Kützing. — Tabulae phycologicae, Pl. 60, Fig. I, 1856.
Götz. — 1897, p. 123, Fig. 38-41.

Le *Vaucheria uncinata* paraît être assez rare en Gironde. Nous l'avons trouvé dans deux stations : à Blanquefort au début d'octobre, sur la terre humide dans une cressonnière

et au mois d'octobre également dans la Jalle à Saint-Médard en-Jalle. Dans la première localité les filaments avaient en moyenne 50 μ de diamètre et les oogones étaient le plus ordinairement groupés par trois sur les rameaux fertiles (Fig. 7, *l*). A Saint-Médard le *V. uncinata* avait des fila-



Fig. 7. — *l-r*, *V. uncinata* × 120.

ments de 60-70 μ de diamètre et les oogones étaient le plus souvent géminés sur des rameaux parfois assez longs (Fig. 7, *o*, *p*, *q*) et de large diamètre. A Guéthary en avril nous avons trouvé cette espèce très fertile dans un ruisselet : le même pédicelle portait des oogones très nombreux (5-6).

Le *V. uncinata* a quelque ressemblance avec le *V. geminata* dont il se distingue par les oogones dont la papille est

tournée vers le bas ou obliquement du côté de l'anthéridie : les pédoncules supportant les oogones sont recourbés vers le bas ou dirigés horizontalement (Fig. *o*, *p*, *q*) ; sur nos échantillons ces pédoncules étaient relativement courts. On pourrait assez facilement confondre le *V. uncinata* avec le *V. hamata* dont il se distingue par la plus grande dimension des filaments et des oogones, par les rameaux fertiles plus robustes et moins allongés. Chez le *V. uncinata* comme chez le *V. hamata* il ne se forme pas de bec au sommet de l'oogone et, après fécondation, on n'observe pas de solution de continuité entre la membrane de l'oogone et celle de l'oospore sur l'emplacement de la papille terminale. A titre d'anomalie nous avons observé la disposition étagée des organes sexuels sur le rameau fertile (Fig. 7, *r*).

Le cytoplasme de *V. uncinata* renferme des plastes allongés, fusiformes, sans pyrénoïdes auxquels adhèrent fréquemment des gouttelettes d'huile plus ou moins grosses ; celles-ci apparaissent logées dans une dépression du chloroplaste où elles semblent bien être élaborées (Fig. G, Pl. XI). Le cytoplasme contient en outre des gouttelettes d'huile libres et de minuscules enclaves peu réfringentes circulent le long de fils cytoplasmiques très ténus. Ces petits corpuscules fixent le bleu de crésyl et se colorent vitalement (physodes).

Les dimensions observées pour le *V. uncinata* sont les suivantes : largeur des siphons de 50 à 65 µ ; longueur des oogones de 66 à 72 µ, sur 50 à 54 µ de large.

Rabenhorst (1864-1868) cite (d'après Lloyd) la station française de Thouaré pour le *V. uncinata* Kützing. Cette espèce n'a pas été observée en Normandie par M. l'abbé Frémy.

Vaucheria geminata De Candolle (Fig. 8 et Pl. XI, A-F, et H-I).

Götz. — 1897, p. 124, Fig. 43 (sub. nom. *V. racemosa* Vauch. D. C.).
Hoppaugh, K. W. — Americ. Journ. Bot., 17, Pl. 25, Fig. 8-9, 1930.

Cette Vauchérie a été trouvée sous ses deux aspects correspondant l'un à la *fa genuina*, l'autre à la *fa racemosa.*

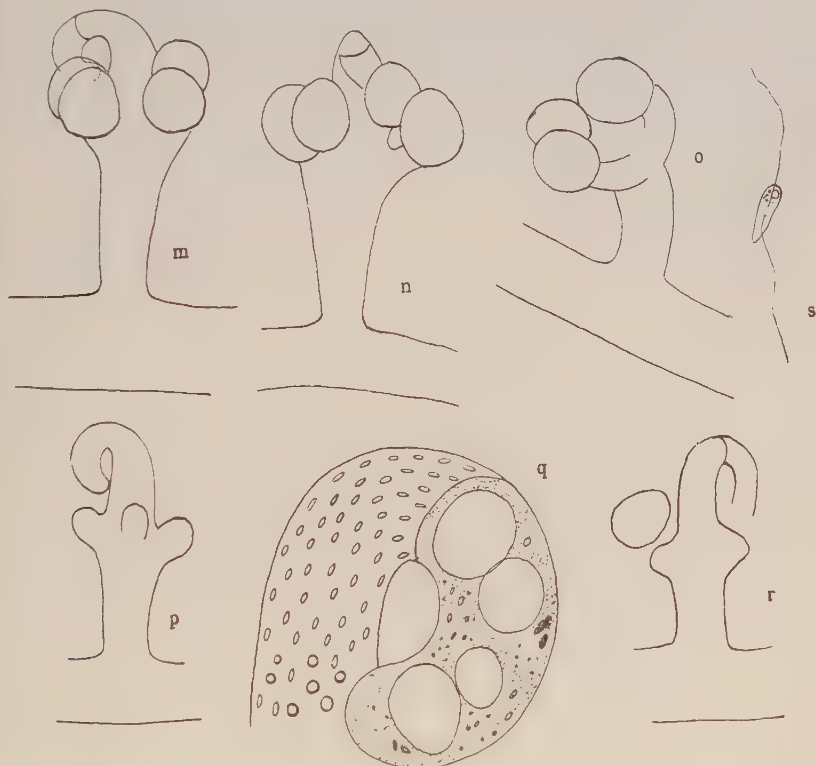


Fig. 8. — *m-s*, *V. geminata* ; *m*, *n*, organes sexuels mûrs × 120 ; *o*, organes sexuels exceptionnellement dirigés d'un même côté (? phototropisme) × 120 ; *p*, organes sexuels jeunes ; *r*, organes sexuels âgés, oogones détachés × 120 ; *q*, anthéridie, peu avant déhiscence × 480 ; *s*, anthérozoïde libre, × 1200.

La première forme a été récoltée le 30 avril 1938 à Citon-Cénac dans un fossé humide, où elle formait des masses

volumineuses de filaments légèrement incrustés de calcaire. Les siphons assez gros avaient un diamètre de 80 μ, en moyenne. Les organes sexuels sont situés sur de longs rameaux et les oogones toujours géminés sont ovoïdes et dressés, leur ouverture se trouvant dirigée vers le haut ou légèrement inclinée du côté de l'anthéridie qui est cylindrique, enroulée sur elle-même et à déhiscence terminale.

Nous avons eu l'occasion d'étudier beaucoup plus complètement la forme *racemosa* qui vit en abondance dans la Jalle-de-Saint-Médard près de Blanquefort. Cette algue prend un tel développement dans les différents bras de cette rivière qu'il est nécessaire de l'enlever périodiquement avec le limon fixé parmi ses filaments. C'est une espèce que nous avons toujours trouvée dans l'eau courante attachée sur le fond et produisant de longues mèches de filaments dirigés dans le sens du courant. Elle vit en compagnie de l'*Elodea*, du *Potamogeton densus* et d'une espèce de *Nitella*.

L'appareil végétatif est assez caractéristique, car contrairement à ce qui a lieu chez la plupart des Vauchéries, les filaments se ramifient fréquemment par formation de branches ayant à leur base un étranglement notable ; il peut même se produire assez souvent une sorte de cloison incomplète au point de départ d'un rameau ; un resserrement analogue peut avoir lieu le long d'un siphon et ainsi prend naissance un point de rupture facile du filament. Cette ramification et cette tendance à une sorte de cloisonnement rappelle ce qui se passe dans le genre *Bryopsis*.

Les oogones, rarement géminés comme dans la *fa genuina* sont généralement au nombre de 4 ou de 5 et même parfois de 6, à l'extrémité de courtes branches prenant naissance au-dessous de l'anthéridie et dirigées vers le haut. Les oogones ovoïdes ont leur sommet tourné vers le haut ; ils se détachent en entier à maturité, laissant une cicatrice au sommet des rameaux. L'anthéridie cylindrique et recourbée s'ouvre par un orifice terminal ; un peu avant sa maturité elle se montre fermée à sa base par une mince cloison

courbe ; elle est remplie de grosses vésicules vacuolaires et contient également quelques amas de plastes verts en voie de dégénérescence ; de nombreux noyaux sphériques s'y observent pressés les uns contre les autres. Selon toute vraisemblance les anthérozoïdes se forment donc sans participation des chloroplastes. Nous avons pu observer l'anthérozoïde vivant qui est totalement incolore, dépourvu de stigma et muni de deux flagelles très longs et sensiblement égaux (Fig. 8, *s*) insérés latéralement. Ces données sont en désaccord avec la description de C. Gross (1937) pour cette même espèce dont l'anthérozoïde serait muni, à l'en croire, d'un point rouge et de 2 cils sensiblement apicaux.

Les filaments de *V. geminata* renferment des noyaux relativement gros (diam. 3-4 μ) et des plastes verts de forme lancéolée ou elliptique dépourvus de pyrénoïdes. Dans les rhizoïdes les plastes verts deviennent rares ; d'autre part, en dehors de ceux qui conservent une taille normale on en remarque d'autres, souvent très petits et presque entièrement dépourvus de pigment vert (Fig. H, I, Pl. XI) leurs dimensions correspondent à celles de mitochondries et il n'est pas rare de les trouver étranglés en leur milieu, c'est-à-dire en voie de division. En dehors des globules de corps gras dont il existe souvent de fort gros éléments fixés sur les plastes, le cytoplasme renferme encore des corps souvent très nombreux et variés de formes, assez peu visibles par suite de leur faible réfringence : ce sont des grains, des bâtonnets et de petits fuseaux entraînés le long de fils cytoplasmiques très fins disposés plus ou moins parallèlement les uns aux autres et que l'on peut suivre sur une grande distance. Ces fils cytoplasmiques sont bien conservés avec un fixateur comme le liquide de Regaud ; l'eau iodo-iodurée les modifie et fait apparaître un réticulum qui est en grande partie un *artefact*, car ces fils cytoplasmiques, dans les siphons à circulation rapide ne sont unis entre eux que de loin en loin.

Le cytoplasme de *V. geminata* a été étudié par Mange-

not qui est amené à faire une distinction parmi les éléments peu réfringents dont les uns fixent le bleu de crésyl et se colorent vitalement en bleu et les autres demeurent non colorés : ces derniers seraient des chondriosomes. La distinction faite par Mangenot est en effet hors de doute. Les corps non colorés, relativement peu nombreux, sont presque tous sphériques : leur diamètre est en moyenne d'environ 1 μ ; ils sont plus réfringents que les corps prenant le bleu de crésyl et surtout plus uniformes ; on peut noter aussi la présence d'assez grosses vacuoles prenant le colorant vital. En faisant passer de l'eau iodée sous la lamelle, alors qu'on observe un siphon coloré vitalement, on constate bientôt la coloration jaune des éléments ronds (présumés chondriosomes), tandis que les petites vacuoles bleues se décolorent, ne montrant plus que leur contour et que les corps en fuseaux ou en bâtonnets, décolorés aussi pour la plupart, ne se colorent pas en jaune et deviennent pour la plupart invisibles. Avant que cet effet ne se soit produit, on peut avoir dans le cytoplasme des corps en fuseaux encore présents et bleu-pâle et des corps mats jaunis.

Les corps mats arrondis ayant été considérés par Mangenot comme des chondriosomes, nous avons cherché, ce qui n'avait pas été encore fait, à colorer ces éléments par la méthode de Regaud. Cette recherche ne semblera pas inutile, car il est sans doute insuffisant de définir les chondriosomes par leur manque d'affinité pour les colorants vitaux, leur coloration en jaune par le réactif iodé et leurs caractères morphologiques.

Or le liquide de Regaud fixe très bien le cytoplasme, conservant les filaments du cytoplasme comme nous l'avons dit plus haut ; d'autre part tous les éléments peu réfringents sont conservés, aussi bien ceux qui sont connus pour se colorer vitalement que les autres (Fig. A, Pl. XI) ; après coloration, les uns et les autres sont teintés par l'hématoxyline en noir foncé sans qu'on puisse faire une distinction entre eux. Pour essayer de mettre en évidence les chondrio-

somes, nous avons examiné des préparations suffisamment régressées dans lesquelles la plupart des bâtonnets et des fuseaux se trouvent décolorés partiellement et dans ce cas il subsiste généralement quelques éléments encore fortement colorés en noir (Fig. B, Pl. XI) ; malheureusement les images obtenues ne sont pas absolument démonstratives et les corps plus chromatiques ainsi révélés ne semblent pas toujours correspondre aux chondriosomes présumés qui semblaient si distincts dans les observations vitales. Il y a là évidemment une difficulté. Nous ne pouvons pas admettre que les corps fixant le bleu de crésyl sont des chondriosomes, puisque, malgré leur coloration par la méthode de Regaud, ils sont détruits par l'eau iodée, mais, d'autre part, nous ne sommes pas arrivé à différencier des chondriosomes absolument typiques au moyen de la méthode de Regaud. En présence des faits plus ou moins conciliables apportés par les différentes techniques, on hésite à formuler un jugement définitif. On pourrait supposer (et l'hypothèse nous a séduit pendant quelques temps) que les chondriosomes, invisibles sur le vivant, seraient démontrés seulement au moyen de la coloration par l'hématoxyline succédant à la fixation Regaud ; les corps mats (chondriosomes de Mangenot) seraient des produits du métabolisme qu'on pourrait désigner sous le nom de protéosomes. On s'expliquerait ainsi d'une part la rareté ou même l'absence des protéosomes dans certains siphons, d'autre part leur taille et leur forme qui cadrent mal avec ce que l'on sait des chondriosomes, enfin l'absence de figures de divisions. Cependant cette hypothèse rencontre par ailleurs des difficultés qui conduisent, au moins provisoirement, à la rejeter et surtout, comme nous le verrons, il serait difficile d'en faire une application généralisée.

Le *V. geminata* D. C. est sans doute une espèce très répandue ; il figure dans les algues des environs de Falaise par de Brébisson et Godey (1835).

Vaucheria pseudo-geminata nov. sp. (Fig. 9, *b-l*).

Nous avons trouvé à Floirac, en mélange avec plusieurs autres espèces, une Vauchérie à siphons très fins et oogones

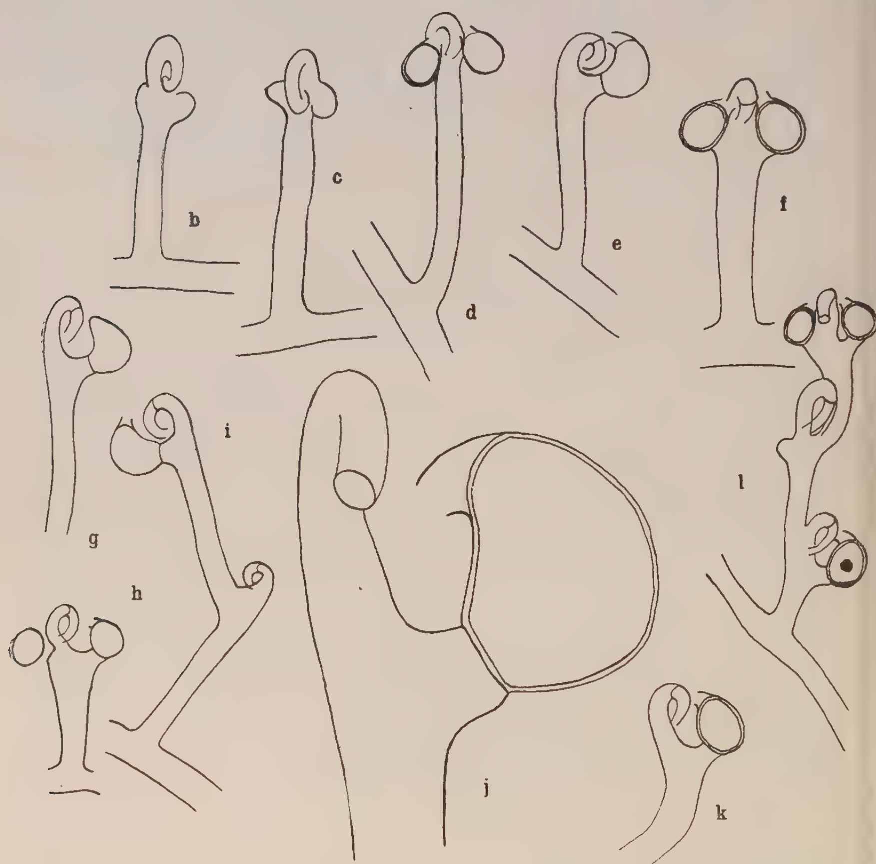


Fig. 9. — *b-l*, *V. pseudogeminata* ; toutes les figures sont grossies 120 fois, sauf la fig. *j*, grossie 480 fois.

le plus souvent géminés que nous devons distinguer par un nom nouveau. L'espèce la plus voisine paraît être *V. geminata* dont elle diffère par la forme de ses oogones fortement convexes d'un côté, légèrement concaves de l'autre et sur-

tout par la présence d'un bec très développé encadrant l'orifice de l'oogone (Fig. 9, *j*). La branche anthéridienne est recourbée et elle se termine par une anthéridie enroulée sur elle-même et s'ouvrant par un orifice terminal. Les oogones ne sont pas toujours géminés et assez souvent il n'existe qu'un oogone adjacent à l'anthéridie et inséré légèrement au-dessous de la branche anthéridienne (Fig. 9, *e*, *g*, *i*, *k*) ; par contre il n'est pas rare de trouver une anthéridie supplémentaire insérée un peu plus bas sur le rameau ; on note une tache noire dans la région centrale de l'oogone.

Le *Vaucheria pseudo-geminata* a peut-être été déjà rencontré et décrit : c'est ainsi que Walz (1867) représente sous le nom de *V. hamata* (Fig. 12, Pl. XII), une forme qui semble assez voisine de notre espèce. Elle est cependant incomplètement décrite et, ce qui est surprenant, considérée comme synonyme du *V. hamata* de Vaucher par Götz (1897), ensuite comme le type de l'espèce par Heering (1921), lequel pourtant ne suit pas la description de Walz et reproduit la Figure 31 de Götz qu'il tient donc pour la représentation exacte du *V. hamata* Walz. Or il ne semble pas douteux que Walz et Götz comprennent le *V. hamata* d'une manière différente.

Nous notons ici un exemple de ces confusions et de ces incertitudes qu'on rencontre si souvent à propos de la dénomination des espèces les plus communes. Walz, refusant de considérer le *V. hamata* de Vaucher comme une espèce reconnaissable, prend ce nom à son compte pour désigner une espèce nouvelle : c'est un peu abusif et lui-même décrit très incomplètement ce qu'il nomme ainsi *V. hamata*. Cependant trente ans plus tard Götz (1897) considère comme identiques le *V. hamata* de Walz et celui de Vaucher et il désigne sous le nom de *V. hamata* (Vaucher) D. C. une espèce qui est sans doute assez proche du *V. hamata* de Vaucher mais diffère du type de Walz. Dans ces conditions il convient d'écrire *V. hamata* (Vaucher) Götz et non *V. hamata* (Vaucher) Walz comme le fait Heering (1921).

DIAGNOSE de *V. pseudo-geminata* sp. nov.

Vaucheria filis irrégulariter ramosis, 28-33 μ, *latis. Fructificationes longis pedunculis sustinatae, oogoniis binis vel singulis cum antheridio ad eumdem laterem versatis compositae. Oogoniis sessilibus aut breviter pedunculatis*, 40-65 μ *long.*, 30-40 μ *lat.*, *ovatis, incurvatis, convexis, ante fecondationem papilla prominente, ad antheridium versata, terminatis, post fecondationem membrana curvata unguiculo simile praedita. Antheridium curvatum aut involutum, tubulosum, ad apicem dehiscens.*

Habitat ad terram propre Floirac (Gironde) et Guéthary (Basses-Pyrénées), *saepe cum V. hamata* vel *terrestris intermixta.*

SECT. **Contortae** nov. sect.

Vaucheria arcassonensis sp. nov. (Fig. 10 et 11).

Nous avions récolté à Arès au mois de mars 1938,sur la terre humide au bord d'un bassin saumâtre, une *Vaucheria* qui avait formé des organes reproducteurs au laboratoire. Or ceux-ci ne semblaient appartenir à aucune espèce connue. Malheureusement ces organes sexuels n'ayant pas évolué jusqu'à maturité, nous étions resté dans le doute au sujet de leur état définitif seul susceptible de servir de base certaine pour l'établissement d'une espèce nouvelle. L'année suivante à la même saison nous avons eu la chance de retrouver cette espèce qui était cette fois fructifiée à tous les états du développement. Il s'agit bien d'une espèce non encore décrite que nous nommerons *V. arcassonensis* pour rappeler sa découverte près du bassin d'Arcachon.

Cette Vauchérie possède des filaments d'un diamètre moyen de 45 μ. Les organes sexuels se composent ordinairement d'une anthéridie encadrée par deux oogones (Fig. 10, *m*, *o*, *s*), parfois aussi d'un seul couple oogone-anthéridie ;

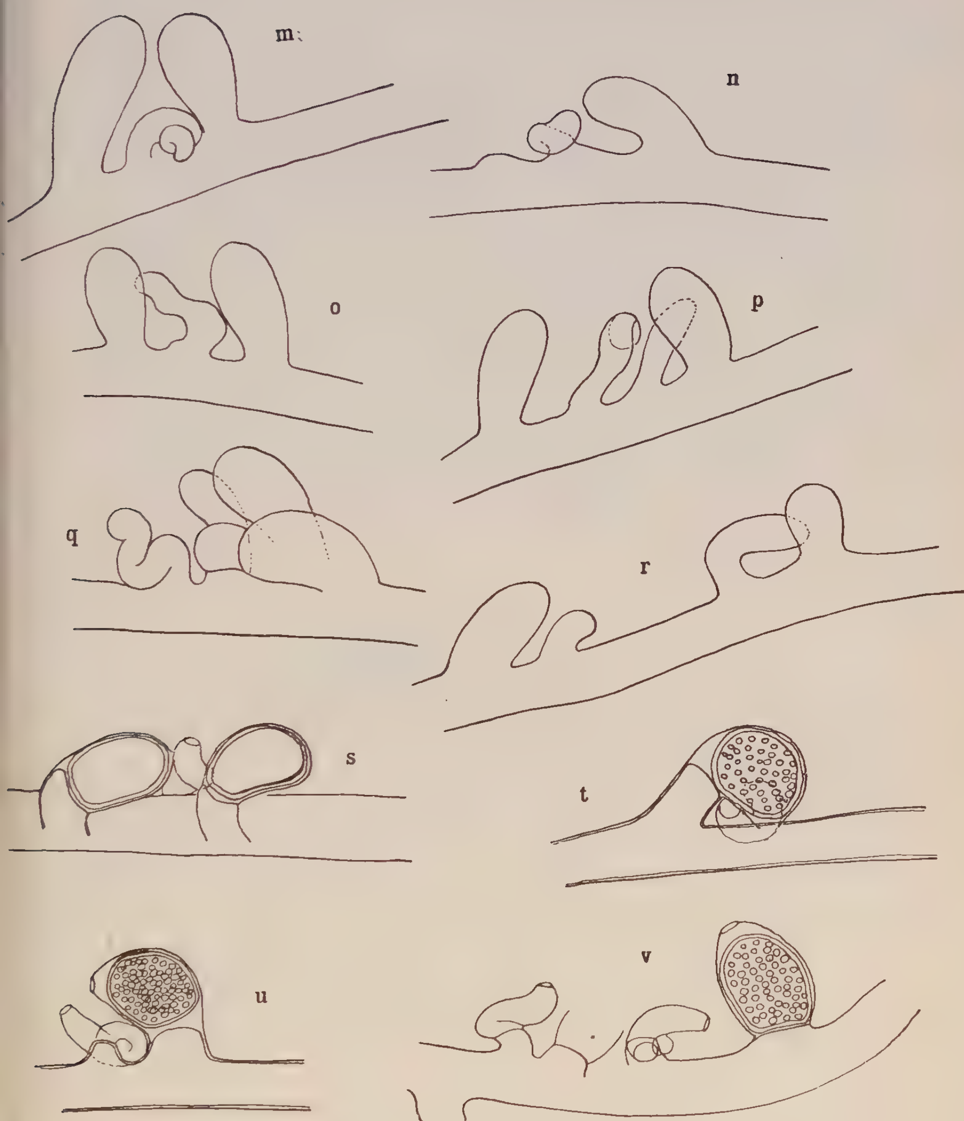


Fig. 10. — *m-r*, organes sexués jeunes de *V. arcassonensis* × 120 ; *s-v*, organes sexués mûrs de la même espèce × 120.

plus rarement on observe deux anthéridies auxquelles sont annexés deux oogones (Fig. 10). L'ébauche de l'oogone est dressée ou plus ou moins inclinée par rapport au filament et en forme de massue, ovoïde allongée, ou encore cylindrique (Fig. 10, *m-r*) ; le rameau anthéridien est tubuleux et de bonne heure il devient sinueux, contourné puis enroulé

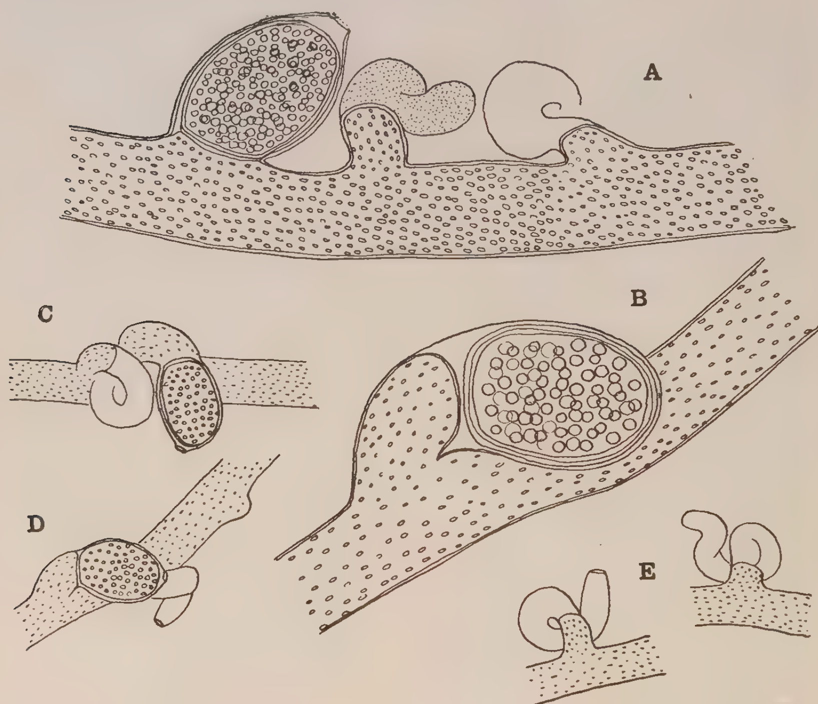


Fig. 11. — *V. arcassonensis* : A, oogone accompagné de deux anthéridies dont l'une est déhiscée × 240, B, oogone, mûr, × 240 ; C, D, organes sexuels mûrs, × 120 ; E, deux anthéridies, × 120.

en tire-bouchon à son extrémité (Fig. 10, *m-v* ; fig. 11, E.) A maturité le rameau femelle se sépare à la base par une cloison qui peut être assez proche du filament et l'oogone est alors presque sessile (Fig. 10, *v*) ; le plus souvent cependant l'oogone est nettement pédonculé et réfléchi de façon

à venir s'appuyer sur le filament qui lui a donné naissance (Fig. 10, *s-u* ; Fig. 11, B).

La forme de l'oogone est assez variable, ovoïde, cylindrique, et souvent un peu incurvée. Il s'ouvre à l'extrémité ou parfois un peu obliquement (Fig. 11, C) par un orifice arrondi relativement étroit (Fig. 10, *u*, *v*, ; Fig. 11, A, D).

L'oospore, d'abord verte et accumulant de gros globules d'huile, remplit toute la cavité de l'oogone sauf dans la région antérieure où se crée après déhiscence un léger intervalle ; elle se détache ensuite, entourée de sa paroi propre assez épaisse, laissant sur l'emplacement de l'oogone un reste de la membrane qui l'entourait (Fig. 10 *v*). L'oospore se décolore ensuite conservant seulement une masse brune dans sa région centrale. L'anthéridie à maturité est constituée par un sac cylindrique contourné en spirale délimité à sa base par une cloison en verre de montre ; cette cloison se forme toujours assez près du filament, de sorte que l'anthéridie est portée par un pied relativement court (Fig. 11, E) ; elle s'ouvre à la partie terminale par un orifice arrondi assez étroit et généralement bien net par suite de la bonne conservation de la paroi anthéridienne après déhiscence.

Comme on vient de le voir par la description précédente, le *V. arcassonensis* est assez voisin, au moins en apparence, du *V. sessilis* ; il en diffère par la forme de l'oogone qui est le plus souvent pédonculé et réfléchi sur le filament principal et qui possède un orifice terminal arrondi et nettement délimité et une oospore caduque de contour souvent presque rectangulaire. L'anthéridie de *V. arcassonensis* est caractéristique ; contournée parfois irrégulièrement, elle est constituée le plus souvent par un tube spiralé faisant plus d'un tour complet et s'ouvrant par un pore défini à son extrémité ; sa membrane persiste après déhiscence et elle est portée par un rameau anthéridien court. Le groupement des organes sexués sur le filament est différent de celui qu'on rencontre chez le *V. sessilis*.

Diagnose de *V. arcassonensis* sp. nov.

Vaucheria filis (36-54 µ) *latis, irregulariter ramosis, atroviridibus, ramos ad perpendiculum sæpe emittentibus. Fructificatio oogoniis* (1-2) *cum antheridiis* (1-2) *arcte adnatis composita, oogoniis* (*raro subsessilibus*) *plus minusve pedunculatis, sæpe reflexis, oosporem ellipticam, vel ovatam aut prope rectis angulis, non nunquam incurvatam continens,* 80-100 µ *lg.,* 60-70 µ *lat., orifice orbiculato terminale praeditis, oospore caduco ; antheridiis breviter pedunculatis, tubulosis, involutis, sine colore, membrana perstante, orifice terminale, orbiculato, parvo. Vaucheria submarina ad oram lacus salsi propre Ares* (*arcassonense sinus*) *cum V. coronata* et *V. synandra.*

Sect. **Globiferae** Heidinger.

Vaucheria Dillwynii Ag. (Fig. 12).

Walz. — 1867, p. 146, Pl. XII, Fig. 1-6. *V. pachyderma* Walz.

Le *Vaucheria Dillwynii* présente une certaine ressemblance, toute superficielle d'ailleurs, avec le *V. sessilis.* L'oogone est globuleux, inséré directement sur le filament dont le sépare une cloison horizontale et au voisinage immédiat se trouve la branche anthéridienne recourbée qui se termine par une anthéridie bien particulière, dilatée en forme de sac (Fig. 12). Nous avons toujours observé un seul oogone annexé à l'anthéridie, tandis que, comme on sait, chez le *V. sessilis*, une anthéridie unique est souvent encadrée par deux oogones.

Peu avant la fécondation nous avons noté que l'oogone dépourvu encore de cloison à sa base possédait une papille incolore dirigée latéralement du côté de l'anthéridie : cette dernière, encore non déhiscente, renfermait un cytoplasme dense avec quelques plastes verts. La fécondation pourrait

donc avoir lieu très peu de temps après la formation de la cloison basale de l'oogone ou même peut-être avant que cette cloison ne soit établie. Après fécondation l'oospore s'entoure d'une membrane très épaisse qui double vers l'intérieur la paroi propre de l'oogone ; cette membrane se compose de deux couches différentes et vue de face elle présente une ornementation aréolée. Les filaments ont



Fig. 12. — *V. Dillwynii*, organes sexuels jeunes × 300.

35-45 μ de largeur et les oogones de 60 à 90 μ de large sur 80 à 100 μ de longueur.

Les filaments du *V. Dillwynii* contiennent des chloroplastes allongés lancéolés dépourvus de pyrénoïdes, des noyaux de petite taille et des corps peu réfringents en fuseaux et en bâtonnets qui se déplacent le long de fils cytoplasmiques allongés dans le sens longitudinal et sensiblement parallèles les uns aux autres.

Cette espèce semble avoir un habitat exclusivement terrestre, car nous l'avons récoltée sur la terre humide à Arès et à Floirac, sur des pots de fleurs dans les serres de la ville du domaine de Carrère, sur la terre humide à Blanquefort, dans le jardin public à Bordeaux, etc. Elle est très commune en Gironde et presque constamment fructifiée pendant la saison froide.

Vaucheria prolifera sp. nov. (Fig. 13).

Dangeard, P. — Comptes rendus Ac. Sc. Paris, t. 208, p. 297, 1939.

Au mois de novembre 1938 nous avons récolté à Tresses-Mélac près de Bordeaux, une *Vaucheria* vivant sur la terre humide dans un chemin encaissé. Cette espèce se trouvait

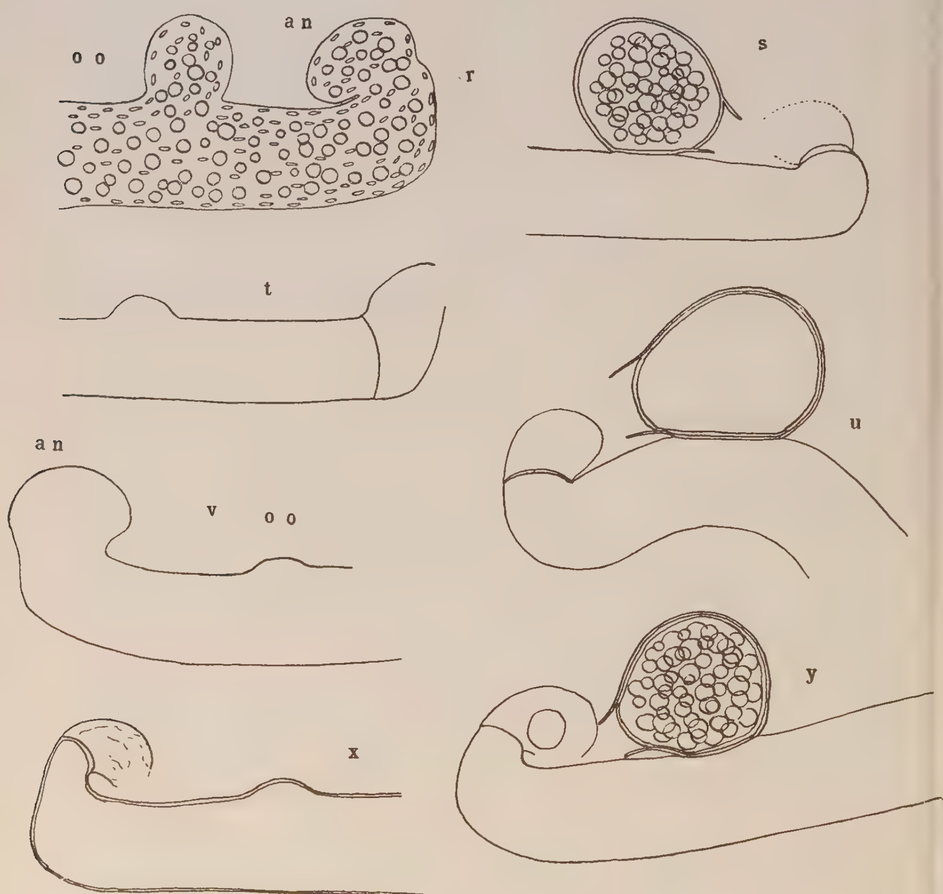


Fig. 13. — *V. prolifera* × 460. En *r* et *v*, début des organes sexuels; an, début de l'anthéridie ; *oo*, début de l'oogone.

associée à d'autres formes terrestres comme *V. terrestris V. hamata*, *V. Dillwynii*, *V. pseudogeminata*. Etant donné son état fertile au moment de la récolte nous avons pu assez rapidement établir qu'il s'agissait d'une espèce nouvelle.

Les filaments de *V. prolifera* sont très fins puisqu'ils ont en moyenne 25 μ seulement de diamètre ; ils renferment des chloroplastes en fuseau ou ovales sans pyrénoïdes et des gouttelettes d'huile. Les organes sexués présentent la particularité de se développer exclusivement à l'extrémité des branches ou ramifications du thalle d'ordre quelconque A cet effet le sommet d'un siphon s'infléchit légèrement à angle droit, puis, presque aussitôt, se courbe encore de 90° ; par suite de ces deux courbures il se produit une sorte de crochet très court dont l'extrémité se dilate légèrement et vient s'appuyer sur la face interne du siphon demeurée rectiligne (Fig. 13, *r*) ; c'est là le début de l'anthéridie, très petite, constituée par le sommet dilaté du crochet qui s'isole par une cloison en verre de montre. A proximité immédiate, un renflement du siphon du même côté que le crochet donne naissance à l'oogone, lequel prend une forme ovoïde avec le petit bout dirigé du côté de l'anthéridie. L'oogone fécondé, de petite taille (en moyenne 45 μ de long, sur 34 μ de large), est rigoureusement sessile et présente un bec largement ouvert et bien marqué tourné vers l'anthéridie. Cette dernière s'ouvre par un orifice terminal ou subterminal et la membrane du sac anthéridien ne tarde pas d'ailleurs à se dissoudre presque en totalité peu après la déhiscence (Fig. 13, *s*).

Après la formation des organes sexuels le filament n'interrompt pas sa croissance, mais il la poursuit généralement en ligne droite jusqu'à ce que, à une certaine distance il produise de nouveau et de la même façon, une anthéridie et un oogone ; les anthéridies deviennent donc successivement latérales après avoir été momentanément terminales. Comme les oogones produits en série se détachent dès leur

maturité, laquelle coïncide généralement avec la complète formation de l'oogone suivant, il est rare de trouver 2 oogones en place l'un derrière l'autre et seules des cicatrices indiquent l'emplacement de ceux qui sont tombés. A côté de la trace de l'oogone caduc, sous forme d'une légère boursouflure, se voit le reste d'une anthéridie, sous forme d'un renflement moins large et plus saillant auquel adhèrent quelques débris de paroi.

On peut compter parfois qu'il s'est formé trois séries de couples oogone-anthéridie sur un même filament rectiligne. Il est assez fréquent cependant que la direction du filament fertile, à la suite de la production des organes sexuels, se modifie, soit légèrement, soit plus ou moins à angle droit : dans ce dernier cas le brusque changement de direction est dû à ce que l'anthéridie s'est formée sans crochet au sommet du filament (Fig. 13, *t*), ce qui oblige celui-ci à poursuivre sa route très obliquement ou à angle droit. Il n'est pas rare de trouver des filaments qui ont subi de cette façon plusieurs changements de direction tantôt d'un côté tantôt de l'autre. En dehors de la formation d'organes sexuels les filaments de cette espèce peuvent donner des branches et se ramifier comme le font toutes les Vauchéries.

Le *V. prolifera* nous paraît devoir être rangé dans la section *Globiferae* Heidinger, en raison de son anthéridie en forme de sac et de l'oogone sessile. Son mode de végétation en sympode lui donne une physionomie caractéristique parmi toutes les espèces connues de *Vaucheria*.

Diagnose de *V.* **prolifera** sp. nov.

Vaucheria filis 18-28 μ, *latis. Fructificatio antheridiis singulis cum oogonio adjacente composita* ; *antheridium parvum inflatum* (12 μ *lg*-9 μ *lat.*) *ramum uncinatum terminans, ad apicem dehiscens, membrana, basi excepta, evanescente* ;

oogonium arte sessile, ovatum (35-52 μ *lg* × 35-45 μ *lat.*) *ad antheridium versum, orifice lato, membrana prominente recta prædito, post fecondationem cadens. Rami sub antheridio directe aut plus minusve oblique cursum persequentes. Habitat ad terram prope Tresses* (*in vicinitate Burdigalii*) *sæpe cum V. hamata, V. terrestris, V. pseudo-geminata.*

Sect. **Anomalae** Hansgirg.

Vaucheria de Baryana Woronin (Fig. 14, *o*, *p*, *q*).

Woronin, M. — Bot. Zeit., XXXVIII, 1880.

Le *Vaucheria de Baryana* est cité par Heering comme l'une des plus rares espèces du genre. Il a été décrit très complètement par Woronin (Bot. Zeit., 1880) qui le trouvait à Montreux (Suisse) dans des ruisseaux ; elle avait été rencontrée auparavant par de Bary à Halle a/S. Nous l'avons récoltée tout d'abord à Guéthary le 30 décembre 1937, sur la terre humide dans une prairie ; rapportée au laboratoire elle s'est développée au début dans l'air sans fructifier, formant des sortes de mèches, ou tapissant les parois du vase de culture. Ayant eu l'idée de l'immerger complètement dans l'eau, nous n'avons pas tardé à voir apparaître de petites branches supportant les organes sexuels (Fig. 14). Nous avons peu de choses à ajouter à la description excellente de Woronin, sinon que, sur nos échantillons les oogones étaient fréquemment géminés, circonstance qui est au contraire indiquée comme étant rare par le créateur de l'espèce. D'ailleurs qu'il y ait un oogone ou deux au voisinage de l'anthéridie, celle-ci présente toujours la même forme caractéristique et s'ouvre par deux orifices latéralement placés.

Le *V. de Baryana* se signale parmi les autres *Vaucheria* par la minceur de ses filaments qui ont de 18 à 24 μ de

large (WORONIN indique 0,03-0,04 mm.) ; les oogones ont en moyenne 36 μ sur 45 μ.

Dans cette espèce les oogones sont souvent appliqués presque au contact de l'anthéridie, de sorte que la papille de l'oogone se trouve, au moment de la fécondation, très rapprochée de la région où se fait la déhiscence de l'anthéridie. Cette dernière un peu avant maturité, contient un petit nombre de plastes verts, de très grosses vésicules

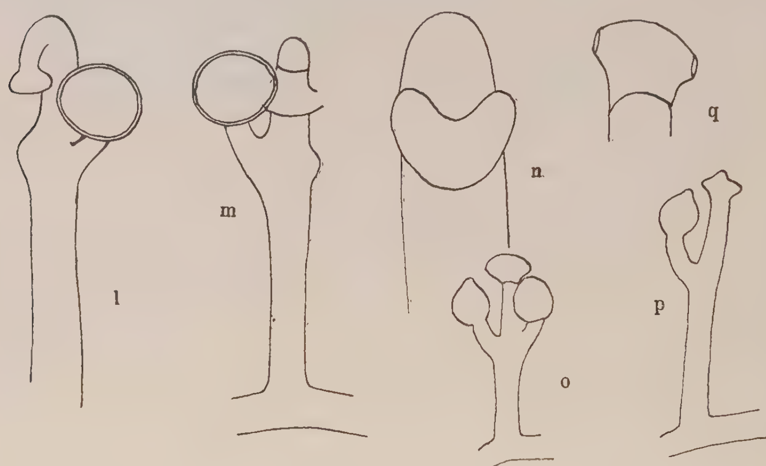


FIG. 14. — *l, m, n, V. Woroniniana* ; *l, m,* × 120 ; *n*, anthéridie, × 240 ; *o, p, q, V. de Baryana* ; *o, p,* × 120 ; *q*, anthéridie déhiscée × 240.

de nature vacuolaire et de nombreux noyaux sphériques assez visibles. Le contenu, devenu turgescent, vient faire hernie par les futurs orifices de déhiscence au niveau desquels la cuticule s'est rompue. L'anthéridie ouverte abandonne à son intérieur une grosse vésicule résiduelle renfermant les chloroplastes, lesquels demeurent donc inutilisés.

Cette espèce indiquée par HEERING (1921) comme très rare serait commune aux environs de Nancy d'après de WILDEMAN ; elle a été rencontrée également aux environs de Marseille (GABRIEL). En dehors de la station de Guéthary

indiquée plus haut nous l'avons revue à Floirac dans un fossé, mélangée à *V. Woroniniana*.

Vaucheria Woroniniana Heering (Fig. 14, *l*, *m*, *n* et Fig. M, N, Pl. II).

Syn. : *V. geminata* (Vaucher) D. C. in Götz (1897, p. 126).

Le *Vaucheria Woroniniana* est une espèce dont les organes reproducteurs rappellent beaucoup ceux de *V. geminata* ; aussi n'y a-t-il pas lieu de s'étonner que des confusions se soient produites. Seul, ou presque, le mode de déhiscence de l'anthéridie établit une distinction, celle-ci fort nette il est vrai. Les anciens auteurs croyaient que l'espèce *V. geminata* pouvait, suivant les circonstances, posséder des anthéridies à orifice terminal ou à deux ouvertures latérales. Lorsqu'il fut reconnu que le mode de déhiscence de l'anthéridie était un caractère de première importance, les uns comme Götz retinrent le nom ancien de *V. geminata* pour l'espèce à déhiscence latérale, tandis que Heering dans la *Süsswasserflora* considéra que les premiers auteurs eurent en vue, lorsqu'ils décrivirent *V. geminata*, l'espèce à déhiscence terminale et il désigna par un nom nouveau *V. Woroniniana* la Vauchérie dont l'anthéridie est particulière et du type de la section *Anomalae*. Nous suivrons l'opinion de Heering, ce qui conduit à rejeter le *V. racemosa* Götz.

L'espèce en question récoltée à Floirac dans un fossé humide, s'est développée abondamment et a fructifié sur la paroi d'un cristallisoir où nous l'avions conservée. La branche fructifiée ressemble à un candélabre et les oogones, dans tous les cas observés, étaient géminés. Les oogones ne sont pas aussi nettement tournés vers le haut que chez *V. geminata* et leur papille se trouve nettement dirigée dans la direction de l'anthéridie (Fig. 14, *l*). L'anthéridie, avant déhiscence, présente une forme en croissant ou en bissac très caractéristique (Fig. 14, *n*). Cette forme est due à la

présence de deux prolongements latéraux à l'extrémité de chacun desquels se produira un orifice de déhiscence.

Le *V. Woroniniana* est une espèce de taille moyenne : les siphons ont de 40 à 50 μ de largeur. Les chloroplastes lancéolés allongés ou elliptiques sont dépourvus de pyrénoïdes ; dans les rhizoïdes ces plastes deviennent rares et certains d'entre eux subissent une réduction à l'état de simples bâtonnets peu colorés (Fig. M, N, Pl. XII). dont les dimensions peuvent ne pas dépasser 3 μ de longueur sur 1 à 1,5 μ de largeur.

Sect. **Androphorae** Nordstedt.

Vaucheria synandra Woronin (Fig. 15 et Pl. II).

Woronin, M. — Bot. Zeit., XXVII, 1869.

Nous avons rencontré cette espèce au voisinage du bassin d'Arcachon, à Arès, où elle vit sur le bord d'un fossé de drainage, servant à l'écoulement de l'eau douce, mais pouvant sans doute, au moins en période de grande marée, recevoir un léger apport d'eau de mer. Elle a pu être conservée longtemps au laboratoire imbibée d'eau douce, dans un cristallisoir ; elle se développe au-dessus de l'eau et sur les parois formant un feutrage d'un vert clair ; il existe d'autre part chez cette espèce un lacis important de rhizoïdes ou filaments incolores. Les siphons assez gros (diam. 60-80 μ) renferment des plastes discoïdes, elliptiques ou ovales, dépourvus de pyrénoïdes.

Cette *Vauchérie*, abondante dans sa station d'Arès, y forme des tapis étendus ; nous l'avons récoltée pour la première fois le 7 février 1938 puis ensuite au mois d'octobre de la même année, toujours avec des organes reproducteurs. Etant donné qu'elle habite une station toujours humide sans doute, même au fort de l'été, on doit la considérer comme pérennante. Nous avons noté sur certains filaments

la présence soit d'androphores, soit d'anthéridies sans oogones dans leur voisinage : les siphons, au voisinage des organes reproducteurs, accumulent une quantité considérable de gouttelettes de corps gras.

Les caractères cytologiques de cette espèce, en dehors de la présence des plastes verts dont nous avons parlé plus haut sont la présence de noyaux relativement gros (diam. 4 μ) et la fréquence des globules ou gouttelettes de corps gras : ces derniers peuvent être indépendants ou plus sou-



Fig. 15. — *V. synandra* ; *s*, oogone isolé × 120 ; *t*, *u*, androphores et anthéridies × 120.

vent accolés aux noyaux (Fig. G, *c*, *g*, Pl. XII) ou à des plastes verts. Ces corps gras sont assez particuliers car on leur voit une sorte d'écorce et ils ont souvent la forme de calottes fixées sur les noyaux par leur face aplatie.

D'après Woronin le *V. synandra* produirait des zoospores, mais nous, nous ne les avons pas observées.

En dehors des plastes, des noyaux et des gouttelettes de corps gras, le cytoplasme contient des corps de petite taille, peu réfringents, qui sont parfois très nombreux et constituent de véritables nappes : leur forme est surtout granuleuse et leur diamètre oscille autour de 1 μ ; quelques-uns sont plus petits encore et il existe quelques courts bâtonnets. L'observation vitale ne permet pas de faire une distinction dans cet ensemble, mais si l'on fait passer une

goutte d'eau iodée dans la préparation, on observe que la majorité des corps mats s'évanouit, disparaît, tandis qu'un petit nombre seulement de grains (ou quelques rares bâtonnets) brunis demeurent (Fig. I, pl. XI).

Nous avons réalisé une coloration vitale au bleu de crésyl dans un siphon à circulation cytoplasmique active ; les corps peu réfringents, dont il a été question plus haut, circulent le long de fils longitudinaux et grossièrement parallèles et ils se déplacent le long de ces fils très fins, eux-mêmes unis en réseau, élastiques et changeant constamment de place et d'orientation. Les corps mats bleuis sont des fuseaux, des bâtonnets, de petites vacuoles rondes ; on les trouve homogènes ou, très rarement, possédant une inclusion claire. Quelques éléments non colorés diffèrent par ce caractère des précédents (Fig. H, *ch*, Pl. XII) : ce sont des corps assez réfringents, ronds pour la plupart, mais de tailles assez diverses (1/2 μ à 1 μ 1/2 de diam.), pas très nombreux. On peut penser, comme pour le *V. geminata*, qu'il s'agit soit de protéosomes, soit de chondriosomes et, pour nous en assurer, nous avons fixé des siphons de cette Vauchérie par le liquide de Regaud. Or la méthode de Regaud semble fixer et colorer indistinctement tous les corps peu réfringents du cytoplasme ; c'est seulement au moyen d'une régression appropriée que l'on peut obtenir la décoloration des physodes, tandis que des corps plus noirs se maintiennent et représentent apparemment les chondriosomes (Fig. 5, K, Pl. XII).

Comme dans plusieurs autres espèces, les plastes peuvent régresser à l'intérieur des rhizoïdes et leur taille se réduire beaucoup en même temps que la chlorophylle disparaît presque totalement (Fig. L, Pl. XII).

SECT. **Piloboloideae** Walz em. Nordstedt.

Vaucheria sphærospora Nordstedt (Fig. 16 et Pl. XIII).

NORDSTEDT, O. — Bot. Notis., 1878, p. 177, Pl. 2.
ROSENVINGE, K. — Bot. Notis., 1879, p. 190.

Le *Vaucheria sphærospora* a été décrit par NORDSTEDT et l'on en connaît une variété *dioïca* créée par K. ROSENVINGE. C'est une algue considérée comme franchement marine et personne ne l'avait signalée dans l'eau douce. Elle n'avait pas encore été rencontrée en France comme le note G. HAMEL (1930). Au mois d'avril 1937 nous récoltions une Vauchérie vivant à Bordeaux sur les quais de la Garonne en face de la Bastide ; rapportée au laboratoire elle y fructifiait et nous avons reconnu qu'il s'agissait du *V. sphærospora* var. *dioïca* ; en même temps nous découvrions la présence inattendue de plastes pourvus de pyrénoïdes. Cette observation fut étendue aux espèces marines suivantes : *V. Thuretii*, *V. litorea*, *V. piloboloides*. Ainsi, à l'heure actuelle, quatre espèces ayant des affinités incontestables entre elles montrent ce caractère d'avoir des plastes à pyrénoïdes qui était encore ignoré dans le genre *Vaucheria*. L'habitat d'une même espèce, le *V. sphærospora*, à la fois sur le littoral et dans l'eau douce présente également un caractère évident d'intérêt (1). Nous avons d'autre part décrit pour la première fois la formation d'aplanospores chez le *V. sphærospora*.

(1) On a de bonnes raisons de supposer que le *V. sphaerospora* est une espèce d'origine marine qui s'est adaptée à l'eau douce, puisque, comme nous l'avons dit, aucune espèce typiquement d'eau douce ne possède des plastes avec pyrénoïdes ; par conséquent le *V. sphaerospora* est sans doute une Vaucherie qui a émigré dans l'eau douce en remontant les fleuves. A ce point de vue elle serait à comparer avec diverses Floridées (*Caloglossa*, *Bostrychia*, etc.) Voir à ce sujet Skuja, H. (Bot. Review, vol. 4, p. 665, 1938) qui cite de nombreux exemples, parmi les Algues rouges, de ces émigrants de la flore marine.

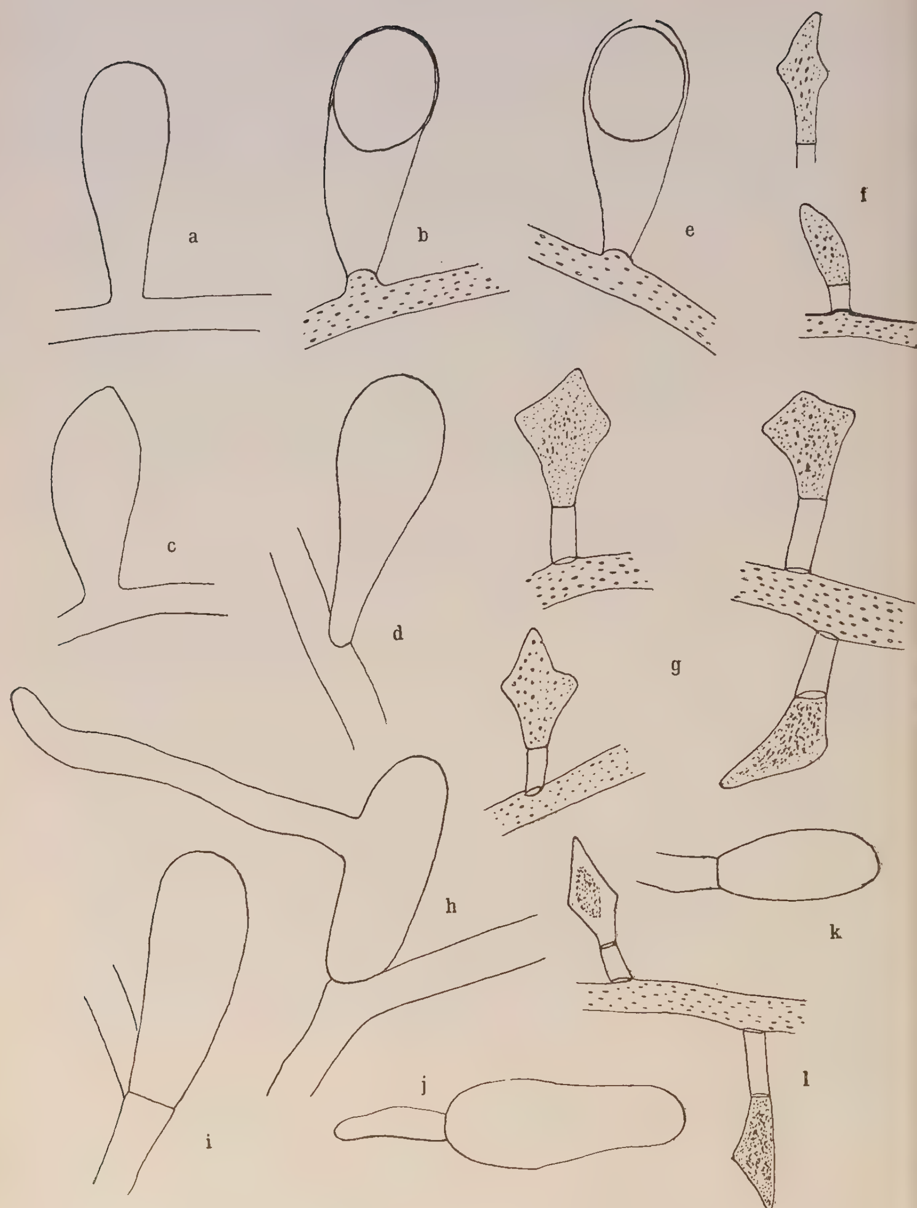


Fig. 16. — *V. sphærospora* : *a*, *b*, *c*, *e*, *f*, algue de la Garonne, oogones et anthéridies, × 120 ; *d*, *g*, *h*, *i*, *j*, *k*, algue de Gradignan, oogone, anthéridies, aplanosporanges et aplanospores, × 120 ; *l*, algue de la Seine, anthéridies, × 90.

Vaucheria de la Garonne.

La station où nous récoltons cette espèce se trouve située sur les berges de la Garonne, en face de la gare de la Bastide. Par les basses eaux elle est largement exondée et le niveau du fleuve se situe assez loin au-dessous. L'algue forme des coussinets d'un vert foncé, retenant la vase et fixés entre les pavés du quai. Ces coussinets restent humides (il y a peut-être des venues d'eau en ce point) ; en tous cas, à d'autres heures de la marée, ces coussinets sont certainement immergés.

Cultivée dans un cristallisoir renfermant une mince couche d'eau, la Vauchérie de la Garonne se développe bien et les filaments dans l'eau s'accroissent rapidement en montrant un phototropisme positif des plus nets. Lorsqu'on déplace la culture, le changement d'orientation se produit si rapidement qu'en l'espace d'une heure on observe une courbure à l'extrémité des filaments. Au bout de quelques jours apparaissent les oogones, en forme de massue, sur de petits rameaux latéraux (Fig. *a*, *b*, *c*, *e*) ; les anthéridies s'observent peu de temps après sur des filaments toujours différents et légèrement plus minces que les filaments porteurs d'oogones (Fig. 16, *f*). Il est possible que les oogones soient fécondés avant d'être cloisonnés à leur base, car il existe un stade paraissant correspondre à l'époque de la fécondation dans lequel l'oogone se termine à son sommet par une papille incolore (Fig. 16, *c*) ; la communication existe toujours à la base du rameau. Plus tard le contenu de l'oogone se condense au sommet du rameau en une oospore globuleuse, laissant un vide à la base du rameau (Fig. 16, *e*).

Les filaments dans l'algue garonnaise ont de 24 à 40 μ de largeur et les oogones varient de 180 à 210 μ de long, tandis que les oospores ont de 90 à 120 μ de diamètre.

Dans une culture datant d'environ un mois nous avons

assisté à la formation d'aplanospores à l'extrémité de certains filaments immergés qui se renflent en massue. Tout se passe comme une production de zoospores, mais le contenu du sporange, mis en liberté, est dépourvu de cils ; il représente une aplanospore globuleuse ou allongée vert foncé qui vient flotter à la surface de l'eau et germe aussitôt. Après la mise en liberté de l'aplanospore, le filament peut poursuivre sa course au-dessous de l'enveloppe vidée de son contenu.

Enfin dans une culture où des filaments nombreux s'étaient développés au-dessus de l'eau dans l'air humide, nous avons observé la formation d'aplanospores qui peuvent se détacher. Celles-ci sont comparables par conséquent à des conidies, cependant elles ne peuvent se former évidemment que dans l'air humide et ne sont pas aptes à une dissémination aérienne. Les filaments dressés au-dessus de l'eau qui produisent ces aplanospores évoluent de la même façon que les filaments immergés producteurs d'aplanosporanges ; cependant, dans l'air, l'extrémité renflée en massue après s'être cloisonnée se détache entièrement, à la manière d'une propagule.

Vaucheria de la Seine (Fig. 16, *l*).

Nous avons récolté à diverses reprises sur les quais de la Seine à Paris une Vauchérie comparable à celle de la Garonne. En culture cette espèce a donné des oogones et des anthéridies, ce qui a permis de l'assimiler entièrement à l'espèce bordelaise. On s'étonnera sans doute qu'une algue aussi commune dans la Seine soit restée si longtemps indéterminée : c'est là pourtant un fait incontestable. L'espèce en question détermine par sa présence une zone algale presque continue sur les berges de la Seine où elle forme des coussinets d'un vert foncé au niveau de l'eau et parfois plus ou moins émergés mais baignés par le clapotis. Nous l'avons récoltée également à Saint-Cloud dans les mêmes

conditions. En culture, les oogones se forment régulièrement une huitaine de jours après la récolte. Dans certains cas nous n'avons pas obtenu la production d'anthéridies et alors, en l'absence de fécondation, le contenu de l'oogone ne se condense pas en une oospore sphérique. Les anthéridies sont apparues dans une culture datant de 15 jours où elles étaient relativement rares : quelques filaments seulement, plus étroits que ceux qui portent des oogones, étaient couverts d'anthéridies (Fig. 16, *l*).

L'algue de Paris et l'algue bordelaise appartiennent certainement à la même espèce : il ne s'agit même pas de deux variétés. Pourtant on relève une différence de taille assez marquée, les oogones étant nettement plus gros chez l'espèce de la Seine.

Voici les dimensions que nous avons relevées pour l'algue de la Seine : pour les filaments 36 à 40 µ de large ; pour les oogones 240 à 300 µ de long sur environ 120 µ de large.

Vaucheria de Gradignan (Fig. 16, *d*, *g*, *h*, *i*, *j*, *k*).

Le *Vaucheria sphærospora* se rencontre également à Gradignan dans une petite rivière qui se jette dans la Garonne en amont de Bordeaux. Suivant la saison, nous l'avons récoltée dans cette station sur la berge au voisinage de la surface, ou bien complètement immergée vivant sur le fond. En culture nous avons obtenu des oogones et des anthéridies sur des filaments séparés ; les oogones étaient plus gros que ceux de la station garonnaise et les anthéridies également étaient en moyenne d'une taille supérieure (Fig. 16, *g*). Les dimensions que nous avons relevées sont de 48 à 54 µ pour les filaments et, pour les oogones, de 180 à 270 µ de long, sur 120 à 140 µ de large.

Alors que les organes sexués se produisent de préférence sur les filaments immergés, les aplanospores apparaissent sur des filaments développés le long des parois du cristallisoir. Ces aplanospores de forme souvent cylindrique assez

allongée peuvent se détacher et germer aussitôt, ou bien ils germent, encore attachés sur le siphon où ils ont pris naissance ; comme le filament poursuit sa course au-dessous de l'aplanosporange en rejetant celui-ci sur le côté, on a l'impression à un moment donné que l'aplanosporange s'est formé latéralement sur un coude du filament (Fig. 16, *h*, *i*). Cette disposition très fréquente sur l'algue de Gradignan nous avait fait croire tout d'abord à une particularité caractéristique.

Le *Vaucheria sphærospora* est indiqué comme étant une espèce marine ou submarine. Aussi l'avons-nous recherché dans le voisinage du bassin d'Arcachon. Nous allons voir qu'il y vit très probablement.

Vaucheria de la Teste de Buch (Fig. 17, *a-j*).

Entre le port de la Teste de Buch et Arcachon s'étend un vaste polder marécageux séparé du bassin par une chaussée. Dans ce milieu saumâtre, nous avons recueilli au mois d'octobre une Vauchérie à filaments fins à plastes fusiformes porteurs de pyrénoïdes qui forme des coussinets d'un vert sombre, implantés dans le sol vaseux. Nous l'avons conservé en culture au laboratoire pendant plusieurs mois dans de l'eau de mer étendue de son volume d'eau douce. Cette Vauchérie se développe dans l'eau, mais encore mieux à la surface et au-dessus de l'eau donnant des filaments aériens disposés en touffes ou en pinceaux. Elle a formé presque constamment des aplanospores sur des filaments aériens dressés : celles-ci sont globuleuses et se détachent pour flotter à la surface de l'eau (Fig. 17, *h*, *i*, *j*) : c'est la première fois à notre connaissance que l'on signale chez les Vauchéries une production d'aplanospores sur des filaments franchement aériens. Il faut dire d'ailleurs que cette production est facilitée et probablement même causée par les conditions artificielles de culture en atmosphère humide.

D'autres aplanospores ont pris naissance à l'extrémité de filaments immergés, mais, dans ce cas, l'aplanospore est émise en dehors de la membrane de l'aplanosporange, tandis que sur les filaments aériens la libération se poursuit par une simple cassure à la base.

Après deux mois de culture nous avons vu apparaître des

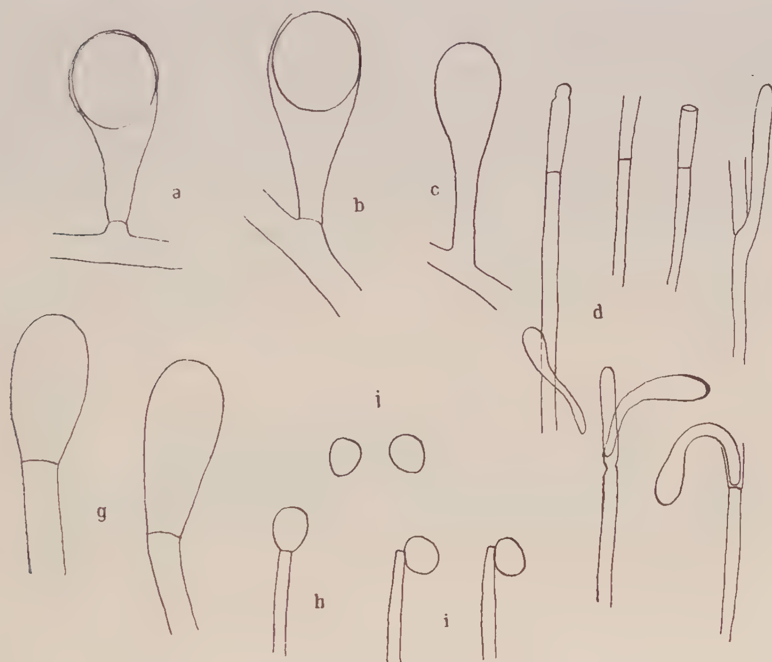


Fig. 17. — *a-c* et *g-j*, *V. sphærospora* de la Teste : *a*, *b*, *c*, oogones à divers états de développement × 120 ; *g*, aplanosporanges × 120 ; *h*, *i*, *j*, formation d'aplanospores sur des filaments aériens × 40 ; *d*, *V. sphærospora* d'Andernos, formation d'aplanospores sur des filaments immergés et leur germination, × 40.

oogones qui sont bien identiques à ceux de *V. sphærospora* (Fig. 17, *a*, *b*). Ensuite, bien que la culture se soit maintenue en bon état pendant encore au moins un mois, nous n'avons pas observé la formation d'anthéridies. On ne saurait être affirmatif en l'absence d'anthéridies, néanmoins nous pen-

sons que la Vauchérie de la Teste ne peut guère appartenir à une autre espèce que le *V. sphærospora* var. *dioïca.*

Trois autres stations sur les bords du bassin d'Arcachon nous paraissent correspondre également à cette espèce.

Vaucheria d'Arès.

Sur le bord d'un bassin saumâtre à Arès nous avons récolté le 6 février 1938 un *Vaucheria* dont les filaments larges de 40 μ en moyenne renfermaient des plastes à pyrénoïdes en fuseau et remarquables par leurs extrémités effilées en longue pointe. Cette espèce a formé des aplanospores et, après quinze jours de culture sont apparus des oogones du type *sphærospora.*

Vaucheria de la Hume.

Non loin de la Teste, dans la région maritime, à la Hume, nous avons récolté une Vauchérie du type *sphærospora* chez laquelle nous n'avons observé ni oogones ni anthéridies, mais seulement des aplanosporanges ; ces derniers se sont développés à l'extrémité des filaments qui couvraient la paroi du cristallisoir en culture ; ils sont très semblables à ceux de l'algue de Gradignan. Bien que les organes sexués n'aient pas été observés, l'algue de la Hume appartient vraisemblablement au *V. sphærospora* comme le montrent la taille des filaments et la forme des chromatophores.

Vaucheria d'Andernos (Fig. 17, *d*).

Une Vauchérie récoltée à Andernos le 15 janvier 1938 possédait des filaments assez gros (50 à 60 μ) dont les chloroplastes avaient les caractères observés chez le *V. Thuretii* ; elle n'a pas fourni d'organes sexués, mais seulement des aplanospores produites en culture et observées le 20 janvier.

Les aplanosporanges se sont formés à l'extrémité de certains filaments où ils s'isolent au moyen d'une cloison basale : l'aplanospore cylindrique est émise au dehors par un orifice apical (Fig. 17, *d*) ; le plus souvent d'ailleurs l'aplanospore germe aussitôt près du lieu de son orifice, tandis que le filament poursuit son développement en donnant une branche qui rejette l'enveloppe vide du sporange sur le côté ; un deuxième aplanosporange peut ensuite se former au-dessus du premier (Fig. 17, *d*). Le phénomène rappelle ce que nous avons décrit pour l'algue de Gradignan. Malgré la taille plus élevée des siphons, nous pensons que l'espèce d'Andernos appartient très probablement au *V. sphærospora.*

Caractères cytologiques du ***V. sphaerospora*** (Pl. XIII).

Nous avons étudié d'assez près les caractères cytologiques du *V. sphærospora* sur des échantillons provenant des diverses stations précédentes.

Les chloroplastes sont assez caractéristiques avec leur forme en fuseau et leurs pyrénoïdes très apparents, globuleux ou elliptiques. Dans l'algue originaire d'Arès les chloroplastes étaient remarquablement allongés en navette avec un pyrénoïde médiant et saillant. Sous l'action de l'eau iodée le pourtour du pyrénoïde brunit nettement à l'emplacement où devrait se trouver l'amidon chez une algue amylifère ; il y a donc dépôt autour du pyrénoïde d'une substance sans doute hydrocarbonée et brunissant par l'iode. Dans les préparations fixées par les liquides de Bouin ou de Regaud, les pyrénoïdes se colorent fortement en noir. La réduction de la taille des plastes a été observée dans les rhizoïdes pour l'algue originaire de la Hume : les plastes, devenus rares dans les siphons incolores, diminuent fortement de taille tout en restant bien verts ; ils finissent par ne plus guère consister qu'en un pyrénoïde diminué, entouré d'une écorce verte peu étendue (Fig. F, Pl. XIII).

Les noyaux sont relativement petits (diam. 1 μ,5) et de forme elliptique ou ovale ; ils sont presque toujours accompagnés de quelques gouttelettes de corps gras qui ont l'air de prendre naissance à leur contact et qui sont entraînés avec eux. Dans de bonnes conditions d'observation on remarque que les noyaux se déplacent le long de filaments très fins du cytoplasme ; comme il en est de même pour tous les autres corps de petite taille de la couche pariétale vivante, il en résulte que le cytoplasme dans les régions à circulation active apparaît constitué par de longs fils sinueux longitudinaux et sensiblement parallèles entre eux (Fig. G, H, Pl. XIII). Entre les zones parcourues par ces filaments se trouvent des espaces optiquement vides ou traversés seulement par quelques fils cytoplasmiques transversaux servant d'anastomoses entre les éléments longitudinaux. Il serait facile de prendre ces filaments parallèles du cytoplasme pour des chondriocontes très longs, mais ce serait là une erreur. Lorsque l'on traite un siphon vivant avec ménagement par de l'eau iodée, on voit la circulation se ralentir peu à peu, puis apparaissent des éléments de réseau qui se modifient rapidement et se déforment ; finalement le cytoplasme fixé se présente sous la forme d'un réseau polygonal à larges mailles, sur lequel les noyaux sont maintenant immobilisés (Fig. C, Pl. XIII).

En dehors des noyaux, circulent dans le cytoplasme vivant plusieurs sortes d'inclusions parmi lesquelles on peut distinguer de petites gouttelettes de corps gras, des éléments peu réfringents en fuseaux, en bâtonnets ou en grains. Une solution étendue de bleu de crésyl permet de colorer vitalement les éléments peu réfringents, tandis que certains autres corps un peu plus réfringents restent non colorés (Fig. A, *ch*, Pl. XIII) : on peut les interpréter comme des chondriosomes et leur forme est celle de minuscules sphères ou de bâtonnets ; ils sont relativement rares et semblent même faire défaut dans certaines régions des siphons.

Les éléments qui fixent le bleu de crésyl réalisent un ensemble assez uniforme composé surtout de bâtonnets et de fuseaux. Parfois cependant il peut y avoir une certaine proportion d'éléments vésiculeux à inclusions claires et de filaments allongés. Dans une observation vitale prolongée, on voit la couleur bleue se foncer, des trépidations browniennes s'accentuer et des corps bleu foncé apparaître, correspondant à des précipités. Assez souvent aucun élément non coloré (en dehors des globules d'huile) ne peut être reconnu. Dans ce cas il faudrait admettre que les chondriosomes sont indistincts ou bien qu'ils font défaut totalement.

L'observation vitale permet donc assez difficilement de distinguer des chondriosomes. Par contre l'emploi de l'eau iodée met en évidence dans le cytoplasme des éléments moins nombreux que ceux qui fixent le bleu de crésyl et qui sont probablement les chondriosomes : ce sont des bâtonnets et des corps globuleux ou en fuseaux. La méthode de Regaud n'est guère favorable à une distinction du chondriome : après l'emploi de cette méthode en effet tous les éléments du cytoplasme sont fixés et colorés en noir foncé, aussi bien les petits bâtonnets et les fuseaux que fixaient le bleu de crésyl que les bâtonnets dépourvus d'affinité pour les colorants vitaux (Fig. D, E, Pl. XIII). Il est donc assez délicat d'affirmer l'existence d'un chondriome typique dans cette espèce.

Vaucheria intermedia Nordstedt (Fig. 18).

Nordstedt, Bot. Notis, 1879.

Le *V. intermedia* décrit par Nordstedt (Bot. Notiser, 1879) est une espèce rare dans la région d'Arcachon. Nous l'avons récolté à Andernos en 1937 et en 1938 (février et septembre), puis à Arès au bord d'un bassin saumâtre, fructifié au mois de novembre 1938. Dans la station d'Andernos le *V. intermedia* était mélangé avec le *V. Thuretii* et le *V. li-*

torea. C'est une espèce à plastes dépourvus de pyrénoïdes et qui, par conséquent, bien que très voisine du *V. sphærospora* par les caractères de la reproduction, s'en éloigne par la nature de ses chloroplastes.

L'oogone de *V. intermedia* est exactement sphérique,

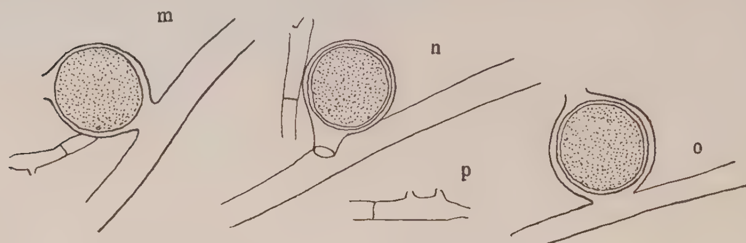


Fig. 18. — *m, n, o, p, V. intermedia* × 120.

d'un vert foncé, s'ouvrant par un orifice arrondi (Fig. 18, *m, o*). Les filaments ont en moyenne 40 µ de large et les oogones de 100 à 120 µ.

Le *V. intermedia* n'avait pas jusqu'ici à notre connaissance été signalé en France.

Vaucheria coronata Nordstedt (Fig. 19 et Pl. XIV, A-D).

Nordstedt, O. — Bot. Notis., 1879, p. 177, Pl. I, Fig. 1-9.

Nous avons trouvé cette espèce pour la première fois le 22 janvier 1938 sur les rives de la Seudre, à Aiguille, au voisinage de l'établissement ostréicole Bétizeau : elle vit là sur l'argile, à la limite du flot, près des Phanérogames, de sorte qu'elle doit être presque constamment exondée ; c'est donc une espèce plutôt submarine. Rapportée au laboratoire, cette Vauchérie a commencé à fructifier le 12 février et elle s'est maintenue en bon état assez longtemps. Nous en avons trouvé plus tard deux autres stations, l'une à Arès dans un fossé d'eau douce, près du bassin, au voisinage de *V. synandra* et l'autre à Gujan, sur le bord d'un fossé, sur le sable

humide, non loin de la mer, mais dans une région d'eau douce ou saumâtre. Le *Vaucheria coronata* décrit par NORDSTEDT en 1879 n'avait pas été signalé jusqu'à présent en France.

Les siphons dans cette espèce sont de taille moyenne

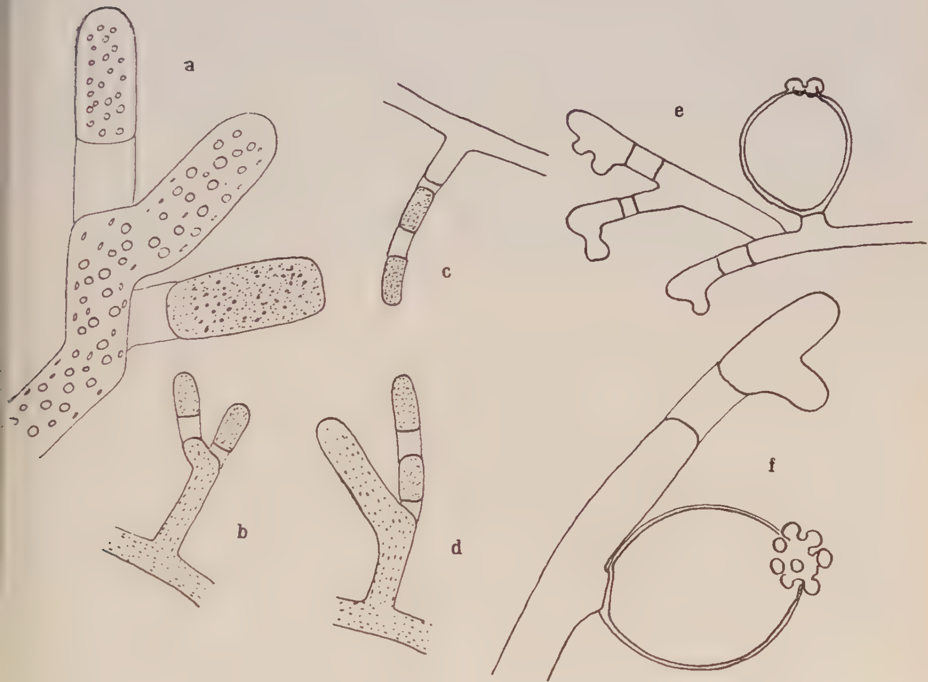


FIG. 19. — *V. coronata* : *a*, *b*, *c*, *d*, production d'anthéridies sur des rameaux fertiles ; *a*, × 240 ; *b*, *c*, *d*, × 120 ; *e*, *f*, organes sexués ; *e*, × 120 ; *f*, × 240.

(30-45 µ) ; les plastes discoïdes, elliptiques ou ovales allongés, sont dépourvus de pyrénoïdes ; cependant, si l'on fait agir l'eau iodée, on voit apparaître une bordure discontinue, brun-acajou autour du plaste jauni comme s'il s'agissait d'une sécrétion. Les noyaux sont relativement gros, bien visibles, plus larges que les plastes (diam. 3 µ à 3 µ 5) (Fig. A, Pl. XIV).

Le cytoplasme renferme encore des globules de corps gras, soit isolés, soit réunis par deux ou trois, soit libres, soit accolés à certains noyaux qui les entraînent avec eux dans leur mouvement longitudinal (Fig. A, *cg*, Pl. XIV). D'autres éléments, très peu réfringents et partant très peu visibles, ont des formes variées de fuseaux, de bâtonnets ou de grains ; on réussit facilement à les colorer vitalement par le bleu de crésyl qui leur donne une belle coloration bleue. La coloration vitale laisse cependant sans les colorer aucunement un petit nombre d'éléments pour la plupart sphériques qui pourraient être des chondriosomes.

En dehors des siphons fortement colorés en vert où les plastes sont groupés côte à côte, il existe tous les intermédiaires jusqu'à des filaments à peu près incolores, mais vivants tout de même et que l'on peut qualifier de rhizoïdes. Leur faible coloration est due à la raréfaction des chloroplastes qui ne s'observent plus que de loin en loin séparés les uns des autres par des régions complètement démunies de chlorophylle. Une autre cause de décoloration est due à la présence, à côté des plastes normaux, d'un certain nombre de plastes aux dimensions très réduites et presque complètement dépourvus de chlorophylle. Comme il existe tous les passages entre des plastes typiques et les plastes à peu près incolores, on doit admettre que ces derniers résultent d'une régression des plastes verts. Cette dégénérescence des plastes dans les rhizoïdes est très accentuée, et elle amène les plastes réduits à une taille correspondant à celle que pourraient avoir des chondriosomes, c'est-à-dire qu'on est finalement en présence de bâtonnets ou de fuseaux n'ayant pas plus de 2 à 3 μ de longueur sur moins de 1 μ d'épaisseur, alors que les plastes verts des filaments assimilateurs ont de 6 à 7 μ de longueur sur 3 à 4 μ de largeur (Fig. C et D, Pl. XIV).

Les petits plastes des rhizoïdes sont parfois à peu près incolores ; il faut beaucoup d'attention pour reconnaître un faible reflet verdâtre qui permet cependant d'affirmer nettement leur origine. Malgré leur état réduit ces plastes s'ob-

servent assez fréquemment en voie de division (Fig. C, Pl. XIV). On pourrait penser que finalement ces plastes pâles peuvent se transformer en corps chondriosomiques impossibles à distinguer pratiquement de chondriosomes véritables, mais il est impossible d'affirmer qu'une pareille évolution se produit. Ce qui est assez troublant, c'est que, même dans les régions d'un filament où les plastes verts sont relativement fréquents, on peut en trouver quelques-uns qui sont pâles et très petits ; on pourrait donc aussi bien penser à une différenciation en plastes verts qu'à une dégénérescence de ces derniers, si la deuxième explication n'était pas la plus logique, puisque les rhizoïdes se différencient évidemment aux dépens des siphons verts et non inversement.

Tous les corps figurés du cytoplasme, lorsqu'on les examine avec soin, apparaissent en mouvement le long de filaments très fins du cytoplasme.

La fructification chez le *Vaucheria coronata* a débuté dans nos cultures par l'apparition des anthéridies. Celles-ci se forment, soit à l'extrémité de filaments non modifiés et, dans ce cas, le filament poursuit sa course au delà en rejetant l'anthéridie sur le côté (Fig. 19, *a*, *b*, *d*), ou bien les anthéridies se forment sur de petits rameaux latéraux et surtout sur des filaments modifiés ayant accumulé des gouttelettes de corps gras qui masquent la couleur verte. Cependant les anthéridies dont le contenu est dense renferment comme le filament qui les produit des plastes nombreux de petite taille. A la base des anthéridies se trouve un espace vide limité par la membrane et il n'est pas rare que deux anthéridies se trouvent disposées l'une derrière l'autre sur le même filament séparées par un espace libre (Fig. 19, *c*, *d*).

L'oogone, situé généralement au voisinage des rameaux anthéridiens, ne peut être confondu avec celui d'aucune autre espèce de *Vaucheria* par suite de la présence à son sommet d'une papille complexe, lobée et ramifiée (Fig. 19, *e*, *f*). Cette papille forme une sorte de couronne et donne

naissance à des orifices multiples correspondant chacun à l'une des protubérances initiales. L'oogone ovoïde ou subsphérique est sessile ou brièvement pédicellé (Fig. 19, *e*, *f*) ; il renferme à maturité une oospore sphérique accumulant de grosses gouttelettes de corps gras. Les dimensions de l'oogone sont les suivantes : de 100 à 125 μ de longueur, sur 70 à 100 μ de large.

Le *V. coronata* a été récolté à la partie supérieure de la région littorale dans la ria de Pontevedra par F. Miranda (1934). Il n'avait pas été encore signalé en France.

Vaucheria piloboloides Thuret.

Le Jolis. — Algues de Cherbourg, p. 65, Pl. I, 1863.
Woronin. — Bot. Zeit., Pl. II, 1869.

Le *Vaucheria piloboloides* est une des rares espèces de *Vaucheria* purement marines. Nous l'avons récoltée en 1937 (mars) dans la darse de Villefranche-sur-Mer, station connue depuis les travaux de Woronin. A cette époque nous n'avons pu observer que des aplanosporanges. A la fin de février 1939 nous avons découvert cette espèce à Banyuls-sur-Mer, où elle n'avait pas été signalée par Feldmann : on la trouve sur de grosses pierres dans le bassin du laboratoire. En février elle produisait d'abondantes aplanospores.

Le *V. piloboloides* possède des chloroplastes pourvus de pyrénoïdes fort nets et, par conséquent, elle vient se placer pour ce caractère auprès des *V. Thuretii* et *V. sphærospora*.

D'après Hamel les filaments de *V. piloboloides* sont larges de 40-100 μ et les oogones ont un diamètre d'environ 200 μ.

Le *V. piloboloides* est connu d'autre part dans les stations de Saint-Vaast-la-Hougue (Thuret), Cherbourg (Thuret et Bornet), Brest (Crouan), Antibes (Thuret et Bornet). Nous ne l'avons pas trouvé jusqu'ici dans la région d'Arcachon.

Vaucheria litorea

Hofman Bang et C. A. Agardh (Fig. 20 et Pl. XV).

Le *Vaucheria litorea* se rencontre également dans la région maritime ; nous l'avons récolté tout d'abord sur les bords d'un vivier d'eau saumâtre à Andernos, à la base d'une touffe de Jonc maritime et mélangé au *V. Thuretii.* Le *V. litorea* est aussi très abondant dans les viviers à poissons près de l'embouchure de la Leyre, sur le territoire de la commune du Teich. On le trouve fructifié au printemps. C'est une espèce à gros siphons (diam. moyen observé 80 μ), dont les plastes, très variés de formes et de tailles, ressemblent à ceux du *V. Thuretii* (Pl. XV) ; ils sont pourvus de pyrénoïdes très nets se signalant par la présence d'une bordure réfringente ; celle-ci semble correspondre à la sécrétion, autour du pyrénoïde, d'une substance hydrocarbonée. La région incolore des filaments (rhizoïdes) est presque dépourvue de plastes et ceux qui subsistent se distinguent en général par leur petite taille, mais ils conservent leur couleur verte ; certains d'entre eux se réduisent presque au pyrénoïde formant une sorte de noyau entouré par la subtance verte (Fig. P. Pl. XV).

Le *V. litorea* a été rencontré fructifié au printemps ; il a formé également des organes sexués en culture dans de l'eau de mer à laquelle on avait ajouté 1/4 d'eau douce. Plus récemment nous l'avons conservé pendant plusieurs semaines dans l'eau douce. C'est une espèce qui supporte certainement de grandes variations de salinité.

L'oogone est caractéristique, réfléchi au sommet de longs rameaux (Fig. 20, *m*, *n*). Sa position est originairement terminale, mais, par suite de la formation d'une branche nouvelle qui le rejette sur le côté, sa situation devient latérale ; la ramification est donc du type de la cyme. La formation de l'oogone se fait en plusieurs temps : tout d'abord la ré-

gion qui donnera l'oogone se sépare du filament par une cloison et concentre sa masse dans la partie terminale en laissant un intervalle vide du côté de la cloison (Fig. 20, *r*), puis l'oogone proprement dit se délimite au moyen d'une nouvelle cloison qui détache à sa base une cellule remplie de matériaux brunâtres (Fig. 20, *s*) : cette cellule caracté-

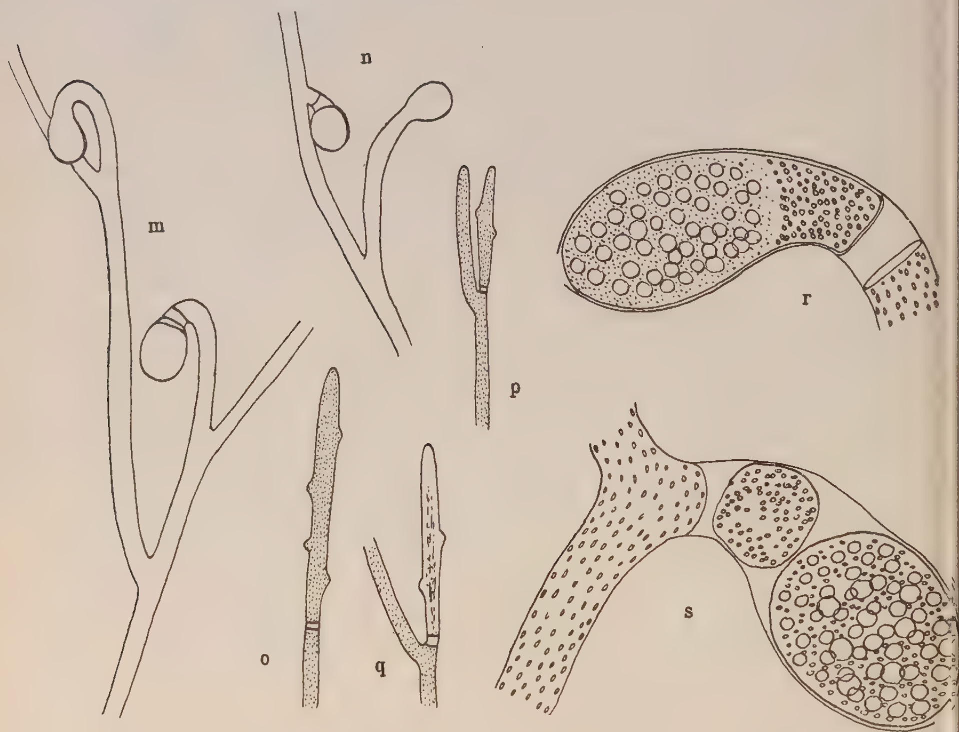


Fig. 20. — *V. litorea* : *m*, *n*, filaments porteurs d'oogones × 25 ; *o*, *p*, *q*, anthéridies × 25 ; *r*, *s*, deux états successifs du développement de l'oogone × 120.

ristique située à la base de l'oogone renferme en réalité des plastes verts, mais ceux-ci ne tardent pas pour la plupart à dégénérer. On peut penser aussi que les noyaux surnuméraires venant de l'oogone ont pu émigrer dans cette cellule basale avant la formation de la cloison. L'oogone paraît

apte à la fécondation dès la formation de sa cloison basale et peut-être même avant. A cet effet sa membrane externe se dissout à la partie supérieure où l'on observe une papille formant une très légère protubérance.

Les anthéridies sont portées par des filaments plus étroits que les filaments femelles et, autant que nous ayions pu nous rendre compte, l'espèce paraît dioïque ; les anthéridies sont d'abord terminales, puis deviennent latérales par suite du développement d'un rameau à leur base (Fig. 20, *o*, *p*, *q*). Leur contenu devient foncé et plus ou moins brunâtre, par suite de la dégénérescence des plastes chlorophylliens dont certains subsistent cependant avec leur couleur verte jusqu'au voisinage de la déhiscence ; l'anthéridie accumule aussi beaucoup de matériaux granuleux réfringents. Elle s'ouvre par une papille terminale et des papilles latérales ordinairement nombreuses. L'anthéridie de *V. litorea* est séparée du reste du filament par un espace vide limité par deux cloisons ; cet espace a été considéré comme une cellule par les descripteurs (*begrenzungszelle* des auteurs), mais il s'agit là d'un terme impropre, car l'espace en question est tout simplement un intervalle qui se crée au moment où l'anthéridie se délimite à sa base par une cloison, intervalle qui a été abandonné par le protoplasme et n'a donc pas la valeur d'une cellule.

Nous avons vu que le protoplasme de *V. litorea* renfermait des plastes verts caractéristiques devenant très petits dans la région incolore des siphons (rhizoïdes). Les noyaux, qui ont l'aspect habituel, sont cependant remarquablement petits dans cette espèce (environ 1 μ sur 1 μ,5). Le cytoplasme contient en outre des gouttelettes de corps gras de différentes grosseurs (*c. g.*), soit libres, soit groupées en amas, soit, dans ce cas, rattachées aux noyaux qui les entraînent dans leur mouvement. Tous ces corps, ainsi que de petits fuseaux ou bâtonnets peu réfringents se déplacent le long de fils cytoplasmiques longitudinaux et disposés parallèlement les uns aux autres (I. Pl. XV). L'observation vi-

tale ne permet pas de faire une distinction entre les corps de taille et d'aspect chondriosomique représentés par des bâtonnets, des grains et de petites sphères parfois très abondantes.

La coloration vitale au bleu de crésyl produit tout d'abord une coloration rapide en bleu pur de nombreux grains (ou très petits bâtonnets) et ceux-ci correspondent apparemment à des éléments nouveaux non visibles auparavant ; ils circulent activement et possèdent une légère trémulation brownienne. Au bout de quelque temps les corps en fuseaux ou bâtonnets visibles antérieurement commencent à fixer le colorant et prennent une teinte violacée. Ces corps fixant le bleu de crésyl en prenant une teinte violacée ressemblent beaucoup à des chondriosomes et l'on serait d'autant plus tenté de les assimiler au chondriome qu'il est rare de trouver en dehors d'eux des corps non colorables vitalement. Nous pouvons cependant exclure cette possibilité d'une coloration vitale de chondriosomes par le bleu de crésyl chez le *V. litorea*, phénomène dont on n'a pas d'exemple par ailleurs. Les éléments qui fixent les colorants vitaux sont ici, comme dans les autres espèces de *Vaucheria* des corps spéciaux auxquels s'applique le terme de physodes, particules très petites d'une subtance tannoïdique et mucifère.

L'existence de chondriosomes proprement dits ne ressortant pas nettement de l'étude vitale, nous avons étudié le cytoplasme, soit en le traitant par l'eau iodo-iodurée, soit en employant la méthode de Regaud. Le premier réactif conserve et colore en jaune presque uniquement des bâtonnets à bouts obtus et de petits fuseaux : ce sont probablement des chondriosomes, mais un peu déformés O, Pl. XV). La méthode de Regaud fixe et met en évidence en les colorant en noir des corps cytoplasmiques nombreux et variés, entre lesquels il est difficile de faire une distinction : la plupart d'ailleurs de ces éléments chromatiques correspondent à des physodes et non à des chondriosomes, comme l'indiquent leurs formes en fuseau fréquentes et la présence

parfois à leur intérieur d'une région qui s'éclaircit facilement (L, Pl. XV). Certains bâtonnets courbés, très ressemblants à des chondriosomes, ne sont pourtant eux-mêmes que des physodes, car ils correspondent, comme une observation attentive le montre, presque toujours à des plaquettes vues de profil, semblables à celles qu'on trouve dans la coloration vitale des physodes. Une régression suffisante amène d'ailleurs une décoloration progressive et relativement aisée de tous les éléments de nature physodaire, tandis que des éléments moins nombreux, surtout des bâtonnets, peuvent subsister avec une franche coloration noire, et il convient d'interpréter ces derniers comme des chondriosomes (Fig. N, Pl. XV).

Le *V. litorea* apparaît donc comme une espèce très peu favorable à une démonstration des chondriosomes du cytoplasme et même, pendant longtemps, nous avons pensé que cette espèce en était dépourvue. Au contraire, comme chez les autres Vauchéries, on constate l'existence d'un système d'éléments colorables vitalement, correspondant à ce que l'on est convenu d'appeler des physodes. Ce système des physodes n'est pas sans analogie avec le système des *plaquettes osmiophiles*, autrefois distingué par Bowen, et l'on ne saurait d'autre part méconnaître sa grande ressemblance avec certains aspects de l'appareil de Golgi.

BIBLIOGRAPHIE

Arechavaleta, J. — Los Vaucheria Montevideanos. Anales del Ateneo de Uruguay, II, IV, N° 17, p. 18, pl. 5, 6, 1883.

Brown, H. J. — The algal family *Vaucheriaceae*. Trans. Amer. Microsc. Society, 48, p. 86-117, 1929.

— A new species of *Vaucheria* from northern Michigan. Ibid., 56, p. 283, 1937.

Collins, F. S. — Some new green Algae. Rhodora, IV, p. 197-202, 1907.

— Green Algae of N. America, p. 342, 1909.

Couch, J. N. — Gametogenesis in *Vaucheria*. Bot. Gaz., 94, p. 272, 1932.

Crouan, P. L. et H. M. — Florule du Finistère, 1867.

Dangeard, P. — Note sur le *Vaucheria Schleicheri* De Wildeman dans le lac d'Annecy. Le Botaniste, 16, 1925.

— Sur la présence de pyrénoïdes chez quelques Vauchéries. Comptes rendus Acad. des Sc. Paris, 205, p. 1429, 1937.

— Sur les algues *Vaucheria* observées dans la région du Sud-Ouest et sur une espèce nouvelle de ce genre. Ibid., 208, p. 297, 1939.

Dangeard, P. A. — La structure des Vauchéries dans ses rapports avec la terminologie nouvelle des éléments cellulaires. La Cellule, 35, p. 239-250, 1924.

— Mémoire sur l'*Apistonema submarinum* sp. nov. Le Botaniste, XXVI, p. 331, 1934.

Dupray, L. — *Vaucheria* des marais de l'embouchure de la Seine et des départements de la Seine-Inférieure, de l'Eure et du Calvados. Rev. de Botan., 1887.

Ernst, A. — Siphoneen-Studien, III ; Beihefte Bot. Centralbl., 16, 1904.

Gabriel, G. — Anomalie de l'oogone de *Vaucheria de Baryana*. C. R. Soc. Biol., 89, p. 327, 1923.

Götz, H. — Zur Systematik der Gattung *Vaucheria*, speziell der Umgebung Basels. Flora, Bd. 83, p. 119, 1897.

Gross, Catherine. — The cytology of Vaucheria. Bull. Torrey Bot. Club, 64, p. 1-15, 31 fig., 1937.

Hamel, G. — Chlorophycées de France. Rev. algolog., p. 97, 1931.

Hanatschek, H. — Der « phasenwechsel bei der Gattung *Vaucheria* ». Arch. f. Protistenk., 78, p. 497, 1932.

Hassall, A. H. — British freshwater Algae, p. 47, 1845.

Hauck, F. — Meeresalgen, Leipzig, 1885.

Heering, W. — Die Süsswasseralgen Schleswig-Holsteins. 2 Teil. Chlorophyceae. Allgemeines.

— Siphonales. Jahrb. der Hamburgischen Wissenschaft. Anstalten XXIV, 1906.

— Die Süsswasserflora, Heft 7, Siphonocladiales, Siphonales, p. 69-99, 1921.

Heidinger, W. — Die Entwicklung der Sexualorgane bei *Vaucheria*. Ber. d. d. Bot. Gesell., XXVI, p. 313, 1908.

Hirn, K. E. — Finlandische Vaucheriaceen. Meddel. Soc. Fauna et Flora Fennica, 26, p. 85-90, 1900.

Hoppaugh, K. W. — A taxonomic study of the species of the genus *Vaucheria* collected in California. Americ. Journ. of Botany, vol. XVII, p. 329, 1930.

Kützing, F. T. — Tabulae phycologicae, VI, p. 20, 1855.

Mangenot, G. — Recherches sur les constituants morphologiques du cytoplasme des Algues. Arch. d. morph. exp. et gén., IX, 1922.

— Recherches cytologiques sur quelques Vauchéries. Rev. de cyt. et de cytoph., I, p. 93, 1935.

Mundie, J. R. — Cytology and life history of *Vaucheria geminata*. Bot. Gaz., 87, p. 397-410, 1929.

Nordstedt, O. — Algologiska smasaker I et II. Botan. Notiser, 1878 et 79.

— Some remarks on British submarine Vaucheriae, 1887.

Oltmanns, F. — Uber die Entwicklung der sexualorgane bei *Vaucheria*. Flora, 80, p. 388, 1895.

Puymaly, A. de. — Recherches sur les Algues vertes aériennes, p. 236-246, Bordeaux, 1924.

Rabenhorst, L. — Flora europaea, 1864-68.

Smith, G. M. — Cryptogamic Botany, vol. I, 1932.

Solms-Laubach, H. G. Zu. — Uber *Vaucheria dichotoma*, D. C. Bot. Zeit., 25, p. 361, 1867.

Stahl, E. — Uber die Ruhezustände der *Vaucheria geminata*. Bot. Zeit., 37, p. 129, 1879.

Taylor, W. R. — Marine Algae of the Northeastern Coast of North America, Ann Arbor, 1937.

Teodoresco, E. C. — Matériaux pour la flore algologique de la Roumanie. Ann. des Sc. Natur. Bot., 9e série, p. 1-155, 1907.

Thuret, G. — Recherches sur les organes locomoteurs des spores des Algues. Ann. des Sc. Natur., p. 269, 1843.

— in Le Jolis, Algues marines de Cherbourg, 1863.

Tiffany. — Ohio Journal Science, 24, p. 65, 1924.

Toni, de. — Sylloge Algarum, vol. I, p. 393-408, 1889.

Walz, J. — Beitrag zur Morphology und Systematik der Gattung *Vaucheria* D. C. Pringsh. Jahrb., V, p. 147, 1866.

Wettstein, F. von. — Küntsliche haploide Parthenogenese bei *Vaucheria* und die geschlechtliche Tendenz ihrer Keimzellen. Ber. d. d. bot. Gesell., 38, p. 260, 1920.

Wildeman, E. de. — Bulletin de l'herbier Boissier, III, 1895, p. 588-592.

— La découverte de *V. De Baryana* aux environs de Nancy. Bull. Soc. Bot. de France, 1894.

— Flore des Algues de Belgique, 1896.

— Anomalies des oogones et des anthéridies chez des espèces du genre *Vaucheria*. C. R. Soc. Biol., 89, p. 869, 1923.

Woronin, M. — Beitrag zur Kenntniss der Vaucherien. Bot. Zeit., XXVII, p. 137, 1869.

— *Vaucheria De Baryana* n. sp. Ibid., XXXVIII, p. 425, 1880.

Yamada, Y. — The marine Chlorophyceae from Ryukyu, especially from the vicinity of Nawa. Journ. of the Faculty of Science, Hokkaido Imp. Univers., sér. V, Botany, vol. III, N° 2, p. 83, 1934.

PLANCHES HORS TEXTE

PLANCHE XI

Cytoplasme de *Vaucheria geminata.*

A. Fixation Regaud, préparation très colorée. — B. Même fixation, préparation régressée. — C. Observation *in vivo.* — D. Fixation par l'eau iodo-iodurée ; cytoplasme coagulé en réseau. — E. Fixation Bouin et coloration hématoxyline ferrique : noyaux et plastes. — F. Coloration vitale au bleu de crésyl. — H. et I. Cytoplasme dans les siphons incolores ou peu colorés (rhizoïdes). — G. Cytoplasme de *V. uncinata in vivo.* (Dans toutes les figures : ph., physodes ; pl., plastes ; ch., chondriosomes ; cg, corps gras) × 1200.

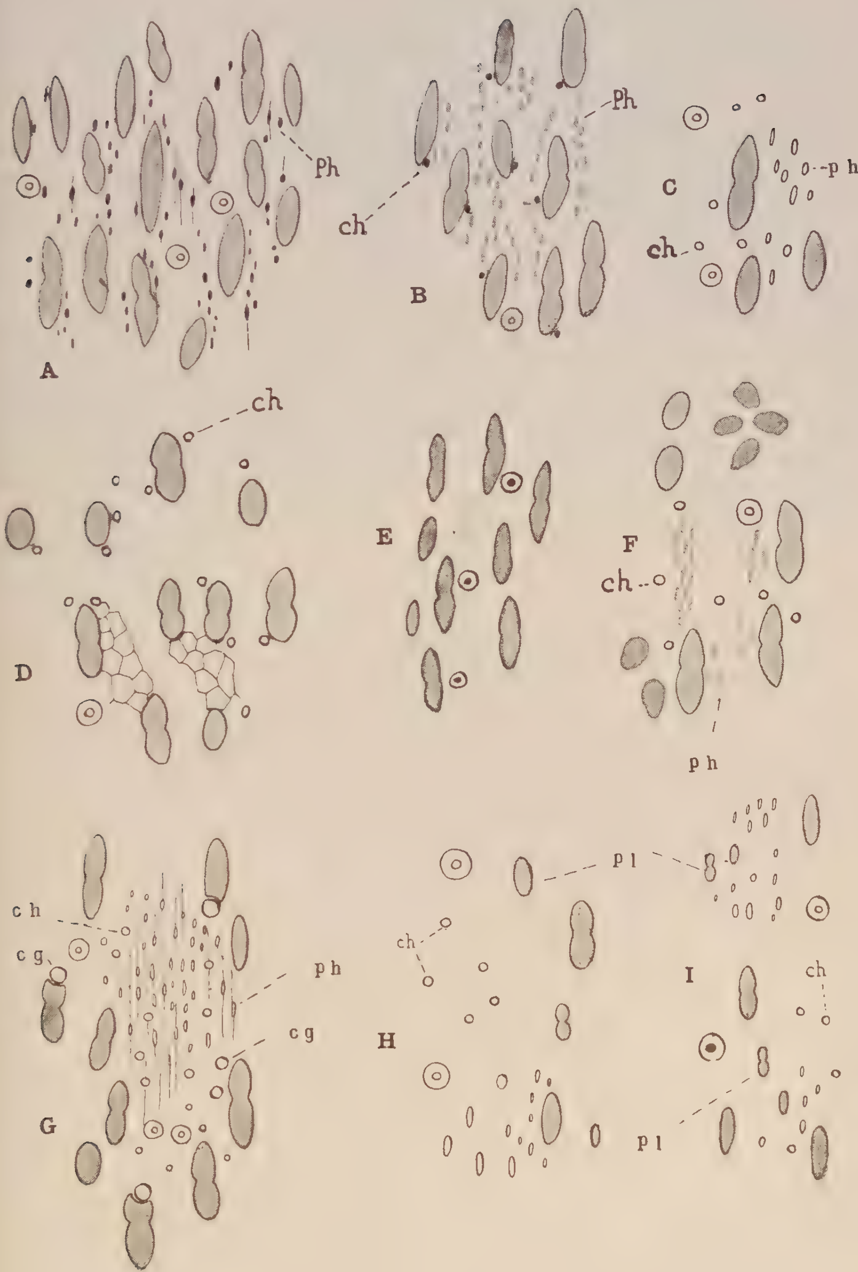

A
Ph
ch
Ph
B
C
p h
ch
ch
D
E
F
ch
p h
c h
c g
p h
c g
G
p l
ch
H
I
ch
p l

PLANCHE XII

G. — *Vaucheria synandra*, portion de cytoplasme vu *in vivo* : noyaux accompagnés de gros globules gras, plastes et (chondriosomes ?) × 1200.

H. — Portion de cytoplasme de la même espèce après coloration vitale au bleu de crésyl : ph, physodes ; ch, chondriosomes ; c. g., corps gras × 1200.

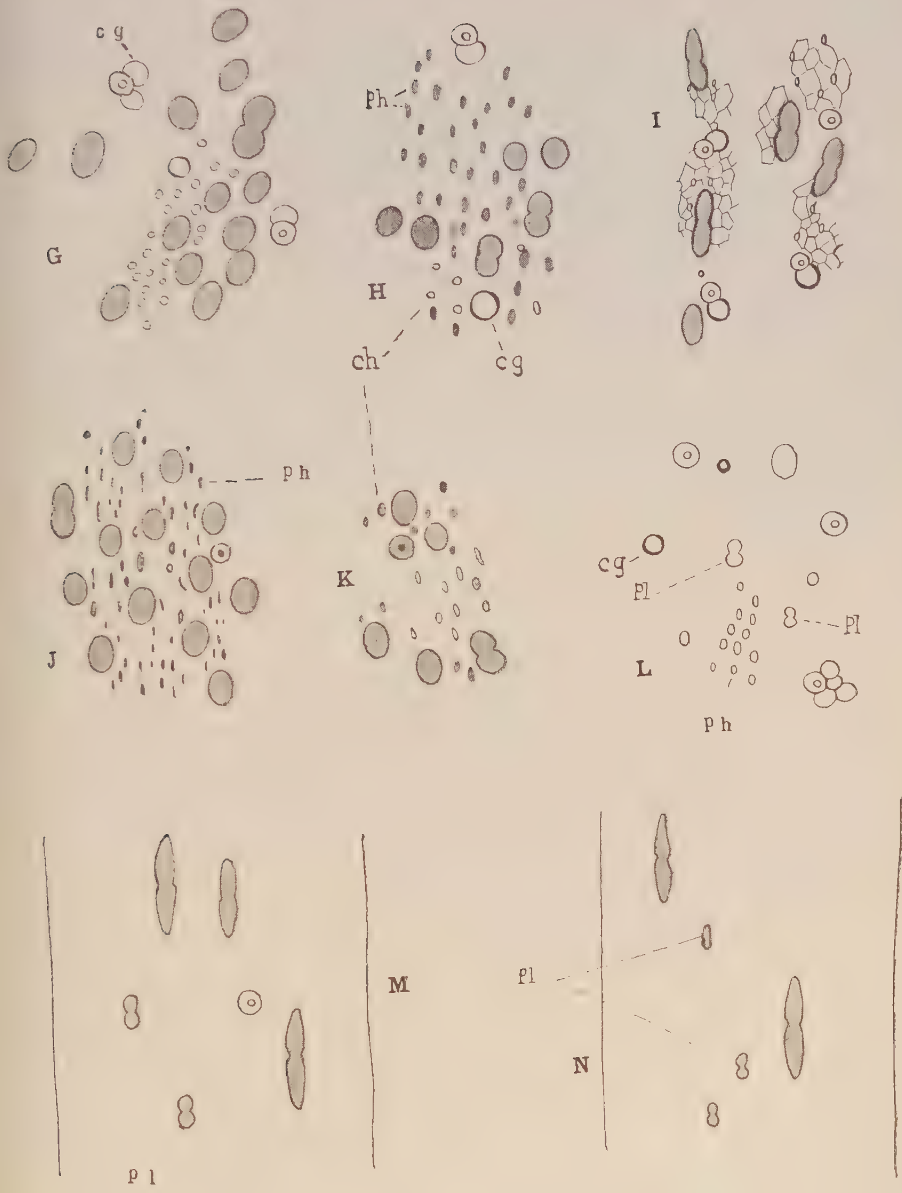
I. — Après action de l'eau iodo-iodurée : cytoplasme coagulé en réseau ; sur le réseau, chondriosomes. × 1200.

J. — Après fixation Regaud : ensemble des physodes et des chondriosomes coloré en noir foncé. × 1200.

K. — Après fixation Regaud et régression plus accentuée : ch, chondriosomes ; ph, physodes décolorées × 1200.

L. — Cytoplasme dans un rhizoïde : pl., plastes en voie de division ; c. g., corps gras ; ph., physodes × 1200.

M. et N. — *Vaucheria Woroniniana.* Portion de siphons peu colorés (rhizoïdes) : pl., plastes peu colorés, réduits × 1200.



cg
G
Ph
H
ch
cg
I
ph
J
K
cg
Pl
Pl
L
ph
M
Pl
N
pl

PLANCHE XIII

Cytoplasme de *Vaucheria sphœrospora.*

A. — Coloration vitale au bleu de crésyl des physodes ph. ; ch., chondriosomes ; c. g., corps gras × 1200.

B. — Portion d'un rhizoïde montrant les filaments cytoplasmiques le long desquels circulent les physodes et les chondriosomes × 1200.

C. — Action de l'eau iodée sur le cytoplasme ; formation d'un reticulum.

D, E. — Fixation Regaud et coloration par l'hématoxyline ferrique × 1200.

F. — Plastes réduits et décolorés observés dans un rhizoïde × 1200.

G. — Région de circulation active dans un siphon avec fibrilles longitudinales sur lesquelles glissent les éléments cytoplasmiques : ph., physodes ; ch., chondriosomes ; c. g. corps gras × 1200.

H. — Filament observé *in vivo* montrant les divers constituants du cytoplasme : ph., physodes ; c. g., corps gras × 1200.

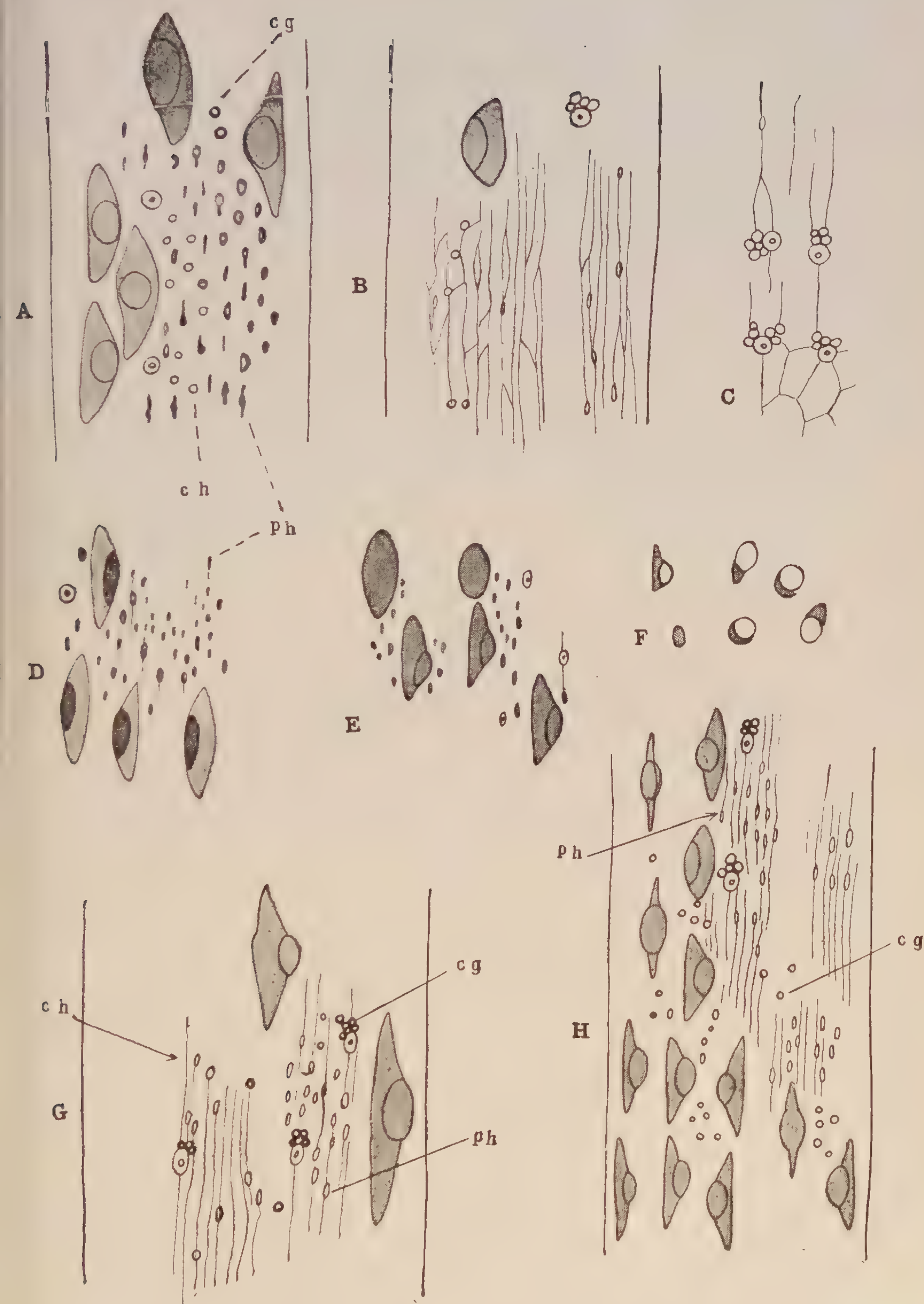

c g
A
B
C
c h
p h
D
E
F
H
G
c h
c g
p h
p h
c g

PLANCHE XIV

A. — *Vaucheria coronata*, cytoplasme observé *in vivo* : ph., physodes ; c. g., corps gras × 1200.

B. — Cytoplasme après action de l'eau iodo-iodurée : les éléments de petite taille conservés et jaunis sont apparemment des chondriosomes × 1200.

C. et D. — Cytoplasme dans les siphons incolores ou peu colorés (rhizoïdes) montrant des plastes réduits et décolorés pl. et des physodes ph. × 1200.

E. — Cytoplasme de *Vaucheria terrestris in vivo* × 1200. c. g., corps gras.

F. — Quelques plastes de la même espèce montrant des gouttelettes d'huile formées à leur extrémité × 1200.

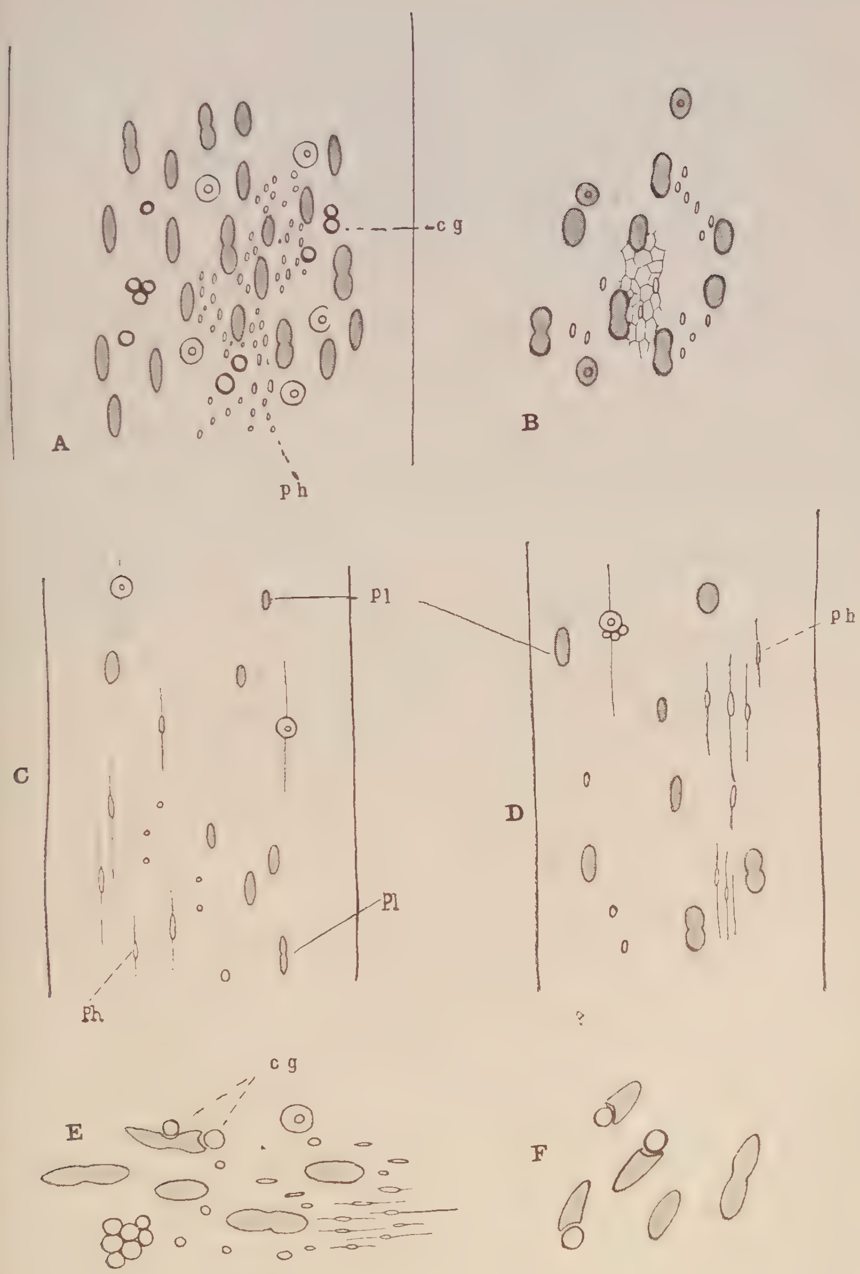

c g
A
p h
B
C
Pl
Pl
Ph
D
p h
E
c g
F

PLANCHE XV

Cytoplasme de *Vaucheria litorea.*

I. — Observation vitale montrant les chloroplastes avec pyrénoïdes (en gris), les noyaux entraînant avec eux des gouttelettes d'huile, des gouttelettes de même nature libres c. g., des physodes ph., une vacuole à inclusions v. × 1200.

J et K. — Coloration vitale au bleu de crésyl : ph., physodes ; c. g., gouttelettes de corps gras ; p. v. précipités vacuolaires × 1200.

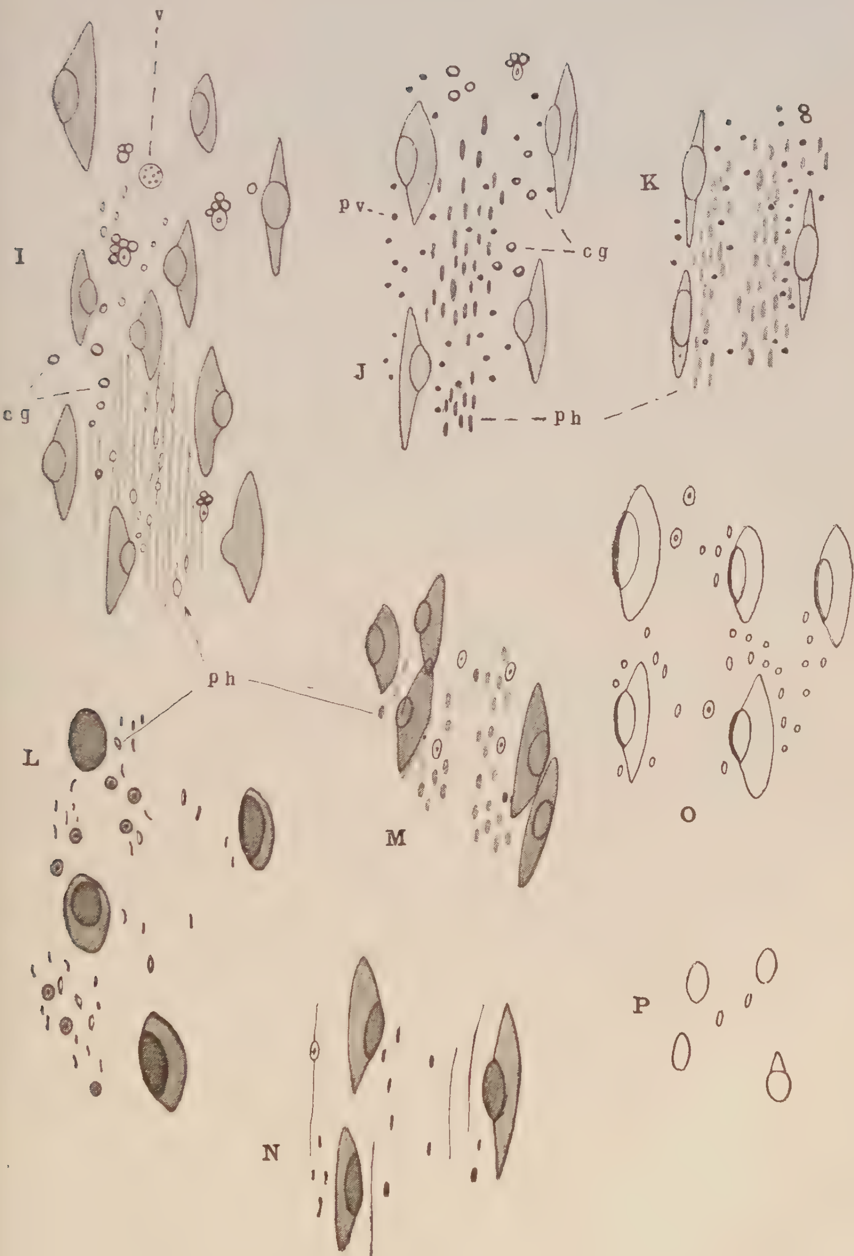
L. — Méthode de Regaud : ph., physodes × 1200.

M. — Méthode de Regaud, préparation régressée : ph. physodes décolorées × 1200.

N. — Méthode de Regaud : on distingue des filaments cytoplasmiques colorés × 1200.

O. — Action de l'eau iodo-iodurée : dans le cytoplasme se distinguent des noyaux et des chondriosomes conservés et colorés en jaune × 1200.

P. — Plastes réduits et décolorés observés dans un rhizoïde × 1200.


v
I
cg
pv
J
ph
cg
K
ph
L
M
O
P
N

Second Mémoire sur la famille des Péridiniens

par P. A. DANGEARD

Nous avons eu l'occasion d'étudier au début de mars dernier, grâce à l'amabilité de M. Lefèvre, assistant au Muséum d'Histoire naturelle, deux Péridiniens provenant d'une pêche planctonique, le *Péridinum palatinum* et le *Peridinium aciculiferum*, l'un et l'autre bien caractérisés.

Les deux espèces étaient mélangées dans la récolte en quantité à peu près égale, condition très favorable à l'objet de la recherche projetée.

Nous voulions essayer de nous rendre compte de la valeur d'une hypothèse que nous avions formulée dans notre récent Mémoire sur les *Péridiniens* (1). Ayant remarqué que les noyaux du *Glenodinium cinctum* et du *Peridinium cinctum* avaient une allure différente permettant de distinguer nettement les deux espèces, même après l'abandon de la tunique, nous avions émis l'idée que ce caractère du noyau pourrait servir à établir une démarcation entre le genre *Glenodinium* et le genre *Peridinium.*

Nous nous attendions par conséquent à rencontrer chez nos deux *Peridinium* le même type nucléaire que celui que nous avions décrit précédemment chez le *Peridinium cinctum.*

Or, il n'en fut rien : le *P. palatinum* montrait bien un noyau possédant de très nombreux et très fins chromomères, alors que le *Peridinium aciculiferum* avait un noyau avec des chromomères plus gros, confondus le plus souvent

(1) P. A. Dangeard, Mémoire sur la famille des Péridiniens (*Le Botaniste*, série XXIX, 1938, p. 96 et suivantes).

en chromospires chromatiques homogènes ; qu'en fallait-il conclure ? Que notre hypothèse était fausse et que le mode de distinction des deux genres envisagé était dépourvu de valeur ? Ce fut notre première impression et nous en prenions allègrement notre parti, quand en examinant la synonymie, nous avons pu constater que Lindeman, un très bon observateur, a rangé en 1928 le *Peridinium aciculiferum* dans le genre *Glenodinium* (1).

Dès lors, notre observation prenait un intérêt particulier ; l'hypothèse de la valeur du type nucléaire en systématique chez les Péridiniens s'avérait exacte. Et comme il suffit, en général, de deux ou trois minutes pour reconnaître sur le vivant et sans réactif, le type nucléaire auquel on a affaire, on peut s'attendre à de nouvelles et prochaines généralisations : *si elles réussissent, la distinction entre les Peridinium et les Glenodinium deviendra des plus faciles* et il en sera probablement ainsi d'autres genres jusqu'ici difficiles à distinguer.

Nous n'avons pas cru devoir étudier à nouveau les phénomènes de mitose dans ces deux espèces : la culture d'ailleurs ne s'y prètait guère, car, très rapidement, les individus se sont enkystés et nous avons eu tout juste le temps de faire quelques remarques sur les individus en activité avant de passer à l'examen des kystes.

En nous conformant aux indications fournies par notre méthode sur la possibilité de distinguer l'un de l'autre les deux genres *Glenodinium* et *Peridinium*, d'après la structure du noyau, nous rendrons au *Peridinium aciculiferum* la place qu'il doit occuper dans la classification.

La synonymie de cette espèce, d'après Lefèvre, est la suivante : *P. umbonatum* var. *aciculiferum* Lemm., Arch. f. Hydrob., IV, 1908, p. 181 ; *P. stagnale* Meunier, Mém. Mus. Roy. Hist. Nat. Bruxelles, 8, n° 1, 1919, p. 52 ;

(1) Lindeman, *Peridineae* in Engler, Naturl. Pilzf., 2e Ed. Bd. II, p. 3-104.

Glenodinium aciculiferum (Lemm.) Lindem., Arch. f. Protistenkum, Bd. 63, 1928, p. 259.

I. — Le *Glenodinium aciculiferum*.

Sans nous attarder à une description morphologique de cette espèce que l'on trouvera en consultant la monographie de Lefèvre, nous dirons seulement que, dans la culture qui nous a été remise, les individus libres ont expulsé, sans tarder, leur carapace, de sorte qu'au bout d'une huitaine de jours, on ne retrouvait plus guère au fond du flacon que des kystes.

Notre intention n'est pas de reprendre en détail, à propos de cette espèce, les différentes formations cellulaires dont il a été question dans notre Mémoire précédent : mais la structure des Péridiniens est encore assez discutée, de sorte que quelques constatations nouvelles ne seront pas superflues.

1° Le *nucléome*. Le noyau est en général arrondi et médian ou encore un peu allongé dans le sens de l'axe : sa structure, que ce soit dans les individus libres ou les kystes, offre l'apparence d'une sphère constituée de chromosomes arrondis, tassés les uns contre les autres (Pl. XVI, fig. 4, 8), ou de cordons d'un même diamètre (1,6 μ) s'enroulant en restant parallèles, ou se croisant irrégulièrement (Pl. XVI, fig. 3, 5, 7) ; on ne saurait guère décider si l'aspect de mûre, lorsqu'il existe, ne serait pas dû simplement à ces cordons étroitement entremêlés ; en tout cas, l'aspect de chromosomes distincts ne se voit guère que dans les noyaux arrondis.

Ce type de noyau est bien celui qui est caractéristique des *Glenodinium*.

2° Le *plastidome* dans les individus en activité est constitué par des chromatophores nombreux de couleur verdâtre et disposés en surface ; ils sont discoïdes. Mais nous

avons rencontré également d'autres individus dont les chromatophores étaient allongés en rubans parfois très longs et recourbés ordinairement en fer à cheval ; ils étaient visibles aussi dans les kystes, mais plus difficilement et plus rarement à cause de l'abondance des globules d'amidon (Pl. XVI, fig. 4, 8, 9).

Il faudra rechercher la cause de cette différence de forme des phéoplastes dans une même espèce et aussi du nombre qui varie dans de larges limites.

Il sera bon de retenir aussi la présence d'une quantité considérable de grains d'amidon dans le cytoplasme. Leur origine est due à la fonction chlorophyllienne comme ailleurs, mais l'amidon produit au lieu de rester dans les chromatophores va se former dans le cytoplasme ; il pourra ainsi plus facilement être employé dans la digestion.

Cet amidon est en grande quantité, surtout dans les kystes où il se rencontre avec des globules oléagineux en proportion variable.

Le problème de l'amidon chez les Péridiniens est moins simple qu'il ne le paraît : sans doute, chez les espèces incolores, l'amidon se produit dans le cytoplasme, en l'absence de chromatophores ; sans doute aussi, comme nous l'avons constaté chez le *Discodinium Poucheti*, l'amidon peut se former à la fois dans le chloroplaste même et dans le cytoplasme, *loc. cit.*, p. 153. Mais, comme la chose existe dans ce *Glenodinium aciculiferum*, le dépôt amylacé peut aussi ne se manifester que dans le cytoplasme. Et l'on doit se demander dans ce cas, si le cytoplasme n'aurait pas conservé sa propriété primitive de former directement de l'amidon qui s'ajouterait à celui qui provient de la fonction chlorophyllienne. Ce problème de l'amidon est donc assez complexe : son examen chez un grand nombre d'espèces vivant dans des conditions d'habitat différentes est des plus souhaitables.

Dans la récolte mise à notre disposition, il s'est formé de nombreux kystes pour chacune des deux espèces ; dans

plusieurs cas, il était difficile de les distinguer les uns des autres, parce que la structure du noyau était souvent masquée. Cependant, en profitant des occasions favorables, il fut possible de constater que les kystes du *Peridinium palatinum* étaient d'ordinaire sphériques, alors que ceux du *Glenodinium aciculiferum* étaient ovales ou à contour elliptique.

Les jeunes kystes du *G. aciculiferum*, examinés vers le milieu du mois de mars, renfermaient déjà de nombreux grains d'amidon qui leur avaient été transmis par les individus libres passant à l'état de repos ; comme dans ces derniers, les grains étaient situés en dehors des plastes ; beaucoup de kystes en étaient gorgés.

Ces kystes ont une membrane qui s'épaissit rapidement ; elle comprend une épispore qui reste assez mince et que l'on peut colorer avec le rouge neutre ou le bleu de crésyl ; l'endospore devient plus épaisse et reste incolore.

Malgré l'existence de cette double membrane, la pénétration de l'iodure de potassium se fait facilement et permet d'apprécier la quantité d'amidon accumulée dans le kyste.

Ces kystes, au bout de deux mois, avaient conservé, semble-t-il, leur provision d'amidon presque intacte, bien qu'il s'y mélangeât beaucoup d'huile, indépendamment des gros globules rouges oléagineux, au nombre de deux ou trois en général (Pl. XVI, Fig. 6, 7, 9, 10).

3° *Le vacuome.* Cette formation, chez les Péridiniens, malgré les recherches assez nombreuses dont elle a été l'objet, est loin d'être suffisamment connue : aussi ne doit-on négliger aucune observation qui serait de nature à éclaircir, si peu que ce soit, la morphologie d'un appareil qui a paru représenter pour certains observateurs le système des vacuoles contractiles.

Si l'on admettait que toutes les observations relatives au vacuome des Péridiniens sont exactes, il faudrait penser que le vacuome se comporte d'une façon différente selon les espèces.

Examinons d'abord comment le vacuome est constitué dans les Péridiniens déjà étudiés en citant la description qui en a été donnée par M. Lefèvre : « Le vacuome des Péridiniens est assez difficile à observer. Les raisons de cette difficulté sont multiples : il faut opérer sur du matériel qu'il est extrêmement difficile de rapporter vivant au laboratoire ; il faut observer si possible des espèces assez grandes dépourvues de chloroplastes (ce qui n'existe pas en eau douce) ; la pénétration des colorants vitaux se fait très mal à travers la coque cellulosique ; enfin, si nous en croyons Kofoid, le vacuome perd presque immédiatement sa forme normale, dès que l'individu est retiré de son milieu habituel.

« D'après Schütt et Kofoid, le vacuome des Péridiniens marins est très compliqué.

« Schütt a reconnu chez *Peridinium divergens* Ehrb. une pusule en forme de sac (Sackpusule), une pusule collectrice (Sammelnpusule) de grandes dimensions, dans lesquelles se déversaient de nombreuses petites vacuoles (Tochterpusulen). Il a, de plus, figuré une vacuole accessoire (Nebenvakuole). Il considérait ce vacuome comme faisant normalement partie de l'organisation cellulaire. Kofoid, au contraire, ne considère comme fixe que la pusule sac et la pusule collectrice.

« Il a noté une évolution rapide de tout ce système, lorsque l'individu est sorti de son habitat. Les figures 4 à 6 (*Peridinium Steini* Jörg.) montrent l'apparition des pusules filles sur la pusule sac et la pusule collectrice, leur dissémination à travers le cytoplasme et enfin leur condensation à sa périphérie.

« Pour lui, ces différents aspects du vacuome seraient dus à la désorganisation de la cellule privée de ses conditions habituelles d'existence.

« Ces vacuoles ne sont pas, à proprement parler, contractiles. Elles augmentent ou diminuent simplement de volume, sans apparence de périodicité.

« P. Dangeard a étudié le vacuome chez *Ceratium tripos* O. F. Mullev et n'a pas observé les organes décrits ci-dessus.

« J'ai entrepris des recherches à ce sujet sur différentes espèces d'eau douce : *Peridinium cinctum*, *Peridinium bipes.* J'ai suivi la méthode des colorations vitales en employant le rouge neutre à très faible concentration.

« Je n'ai pas non plus observé de vacuome comparable à celui que Schutt et Kofoid ont décrit. J'ai pu compter chez *Gymnodinium mirabile* Pen. 100 à 150 petites vacuoles sphériques sensiblement égales, disséminées dans toute la masse du cytoplasme. Chez *Peridinium cinctum* et *P. bipes*. les vacuoles sont moins nombreuses et de volume assez différent (Fig. 3).

« Entz a observé le vacuome chez *Peridinium Borgei* et l'a trouvé composé d'une grosse vacuole centrale et d'autres plus petites disposées radialement dans la masse cytoplasmique (Fig. 2 de son mémoire).

« Il a en outre remarqué que la grandeur des vacuoles augmentait chez les individus maintenus à l'obscurité (Fig. 10 et 11).

« Pas plus que chez les Péridiniens marins, je n'ai pu observer de pulsations régulières chez les espèces d'eau douce. » *Loc. cit.*, p. 9-11.

En présence de ces importantes divergences de vue sur le système vacuolaire des Péridiniens, il y avait lieu de reprendre cette étude sur toutes les espèces récoltées.

Disons dès maintenant que le vacuome du *Glenodinium aciculiferum* est constitué par des *vacuoles ordinaires* de grosseur variable et en nombre peu élevé : ainsi, il était fréquent de rencontrer dans les individus libres deux ou trois vacuoles contiguës ou non (Pl. XVI, Fig. 3 *b*, 5).

Les nombreux kystes en bon état soumis à l'examen, montraient nettement de belles vacuoles incolores au voisinage de la membrane ; certains en possédaient de quatre à six, mais beaucoup n'en montraient que deux ou trois

seulement : celles-ci atteignaient un volume de 10 à 12 μ (Pl. XVI, Fig. 9, 10).

On pouvait se demander si ces vacuoles étaient susceptibles de changer périodiquement de volume en se vidant de leur contenu et en se remplissant à nouveau comme les vacuoles contractiles ; une observation parmi beaucoup d'autres a fourni les résultats suivants : une grosse vacuole de 12 μ, accompagnée au contact d'une vacuole annexe de 5 μ, a été mise en observation pendant 15 minutes : aucun déplacement, aucun changement de volume ne se sont produits pendant ce laps de temps. Ces vacuoles ne sont donc pas *des vacuoles contractiles.*

Evidemment, pendant la vie de la cellule, il se produit un apport d'eau venant de l'extérieur, mais celui-ci est très lent comme pour les vacuoles ordinaires ; lors de la formation des kystes, la présence d'une membrane épaisse constitue un obstacle sérieux au départ de l'eau des vacuoles et celles-ci vont persister sans grand changement pendant deux mois et sans doute bien davantage (Pl. XVI, Fig. 9) : c'est ainsi que des kystes apparus au début de mars, montraient encore de belles vacuoles au mois de mai ; celles-ci s'appuyaient directement sur la membrane.

Ce vacuome du *Glenodinium aciculiferum* présente quelques particularités qu'il est nécessaire de signaler ; le contenu se montre très aqueux, ce qui explique son comportement à l'égard des colorants vitaux : ainsi, on *n'arrive pas à le colorer, ni avec le bleu de crésyl ni avec le rouge neutre* ; le système vacuolaire de ce Péridinien est donc dépourvu ou presque de métachromatine.

Cependant, si les vacuoles d'ordinaire se montrent complètement dépourvues de substance colloïdale dans cette espèce, il nous est arrivé assez souvent, surtout dans les kystes, d'observer à l'intérieur des vacuoles une poussière de fines particules en mouvement brownien extrêmement vif. Nous avons retrouvé ce même phénomène dans un autre *Glenodinium* qui sera étudié plus loin ; nous aurons

à chercher alors sa signification possible, surtout en ce qui concerne la nature de ces particules et leur rôle possible dans la transmission du vacuome à la germination des kystes.

En résumé, *le vacuome dans cette espèce est formé de vacuoles ordinaires très nettement délimitées* ; *leur contenu est dépourvu de métachromatine, ce qui explique l'absence de coloration en présence des colorants vitaux.* Remarquons cependant une exception à cette règle qui a été observée dans les conditions suivantes : une préparation, traitée au bleu de crésyl et conservée pendant la nuit dans de l'eau glycérinée, montrait le lendemain matin, *les deux grandes vacuoles d'un kyste colorées en violet* (Pl. XVI, fig. 10) ; le noyau était bleu foncé ; les gros globules rouges avaient conservé leur pigment et l'épispore était devenue de couleur bleue comme le noyau. Malheureusement, dans les autres kystes de la préparation, *le vacuome était resté incolore,* alors que l'épispore et le noyau se détachaient cependant en bleu foncé. L'électivité du noyau pour le bleu de crésyl, d'ailleurs excessivement rare, a été vue par nous dans quelques algues, en particulier chez les Vauchéries.

4° *L'ergastome.* — Cette formation a certainement comme l'amidon un rôle important à jouer dans cette espèce : mais son étude présente certaines difficultés, étant donné que les liposomes sont souvent plus ou moins masqués par les nombreux grains d'amidon.

Toutefois, avec un peu d'habitude, on arrive à distinguer sur le vivant, les petites sphères réfringentes de 1,6 μ qui représentent les liposomes, des grains d'amidon plus gros qui ont 2,5 μ et sont ordinairement de forme moins régulière.

Chez les individus libres en activité, la quantité d'huile est faible (Pl. XVI, Fig. 3-4) ; celle-ci n'augmente qu'à l'approche de l'enkystement (Fig. 5) ; la distinction d'avec l'amidon devient facile ; l'acide osmique, à ce moment, colore en brun une douzaine de corpuscules ou davantage

d'un diamètre de 2 et 3 μ qui sont dispersés de façon variable dans la longueur du corps, ou parfois localisés en croissant, du côté opposé au noyau (Pl. XVI, Fig. 6, 10).

Ces corpuscules oléagineux peuvent, alors que les vacuoles restent incolores, adsorber à l'occasion un colorant vital comme le bleu de crésyl, propriété que nous connaissions déjà.

De même, ces globules oléagineux se colorent en vert par adsorption de la chlorophylle lorsqu'on traite la préparation par l'alcool à 95° ; mais il est bon d'opérer sous la lamelle du microscope, si l'on veut se rendre compte de leur situation exacte dans la cellule. Autrement, des changements et des transformations rapides se produisent : les gouttes d'huile se déplacent, fusionnent, de telle sorte que si l'observation est prolongée, elle n'indique plus que la quantité d'huile contenue dans la cellule et non sa répartition primitive.

Outre ces globules d'huile, le *Glenodinium aciculiferum* renferme encore dans ses kystes, de grosses sphères oléagineuses d'un beau rouge, d'apparence assez consistante : ces éléments ne sont pas rares dans le genre *Peridinium* où elles se montrent, d'après Lefèvre, avec les caractères suivants :

« Les matières huileuses de réserve se présentent sous l'aspect de taches ou de globules très différents de volume et de forme. Leur teinte varie du jaune vif au jaune d'or. La présence des matières jaunes est très fréquente chez les Péridiniens d'eau douce. Celle des matières rouges est au contraire rare chez les individus en état de mouvement. Par contre, les kystes de repos de nombreuses espèces (*Peridinium bipes*, *Peridinium Lomnickii* présentent presque tous une magnifique tache d'un rouge brillant. » *Loc. cit.*, p. 14. Nos constatations sur le *Glenodinium aciculiferum* ne sont pas aussi complètes que nous l'aurions souhaité.

Il nous a paru que ces sphères rouges ne se montraient,

dans cette espèce, qu'au début de l'enkystement ; mais leur origine ne saurait actuellement être précisée nettement. On rencontre bien, à côté de gros globules ayant 12 μ de diamètre, une ou deux autres qui n'ont que 5 μ ; il est assez vraisemblable que les premières proviennent d'une fusion des plus petits ou d'une augmentation de volume. Toujours est-il que dans les kystes plus âgés, on ne rencontre fréquemment que deux grosses sphères, d'apparence homogène, rarement trois ou quatre, qui sont rapprochées l'une de l'autre, ou plus ou moins éloignées ; elles se conservent, sans changement apparent, plusieurs mois et il serait intéressant de voir ce qu'elles deviennent à la germination (Pl. XVI, Fig. 6, 9, 10).

Nous allons les retrouver dans l'espèce suivante avec les mêmes caractères.

II. — Le *Peridinium palatinum*.

Cette espèce a été longuement étudiée par Lefèvre dans sa morphologie et ses variations, *loc. cit.*, p. 102-107 ; on peut résumer sa diagnose ainsi :

Cellule elliptique, faiblement aplatie dans le sens dorsiventral ; longueur 30-55 μ ; largeur 28-48 μ ; sillon transversal hélicoïdal (a pas très variable) divisant la thèque en deux parties légèrement inégales, l'épithèque étant de volume supérieur à l'hypothèque ; sillon longitudinal empiétant sur l'épithèque.

Plaques presque toutes concaves, bordées de franges hyalines lisses, plus ou moins larges ; la plaque en losange petite, à côtés supérieurs inégaux ; bords des sutures des plaques *a*' de l'hypothèque pourvues d'épines souvent très nombreuses, parfois absentes (formes très jeunes) ; plaques pourvues de fines et courtes épines réduites parfois à des ponctuations plus ou moins volumineuses (Pl. XVI, Fig. 12).

Nos observations personnelles ne portent que sur la structure cellulaire qui ressemble dans ses grandes lignes

à celle du *Glenodinium aciculiferum*, sauf, comme nous l'avons déjà dit, en ce qui concerne le noyau.

1° Le *nucléome.* Il ne faut pas oublier que la distinction entre les deux sortes de type nucléaire n'est facile que chez les individus au stade d'activité, alors que l'amidon est absent ou peu abondant ; plus tard, au stade de l'enkystement, l'observation offre plus de difficulté, surtout pour le *Peridinium palatinum*, sauf dans certains kystes où le noyau peut se voir facilement.

Puisque nous possédons maintenant un moyen de distinguer le genre *Peridinium* du genre *Glenodinium*, moyen dont la valeur vraisemblablement ne pourra que s'affirmer à l'avenir, il est utile de revenir sur les différences que présentent les deux types nucléaires qui ne sauraient être confondus.

Il n'existe aucune différence appréciable entre la structure du noyau chez les *Glenodinium cinctum*, *G.* de Hovasse et *G. aciculiferum* : le noyau est constitué par des chromomères relativement gros qui donnent aux chromospires l'aspect homogène.

Le noyau du *Peridinium cinctum* est au contraire formé de chromomères *beaucoup plus petits* et *extrêmement nombreux* ; à cet égard, il rappelle la structure bien connue des *Ceratium* ; celui du *Peridinium palatinum* présente exactement les mêmes caractères avec ses chromomères dont le diamètre n'atteint même pas 1 μ ordinairement (Pl. XVI, Fig. 14, 18).

2° *Le plastidome.* — Les phéoplastes sont plus ou moins nombreux et forment comme chez le *Glenodinium aciculiferum* une assise pariétale sous la membrane ; mais ils restent discoïdes et ne s'allongent pas en cordons ou ne se recourbent pas en fer à cheval (Pl. XVI, Fig. 14, 5) ; même quand ils sont peu nombreux, l'amidon est abondant et la quantité de cette substance ne fait qu'augmenter dans les kystes, ce qui tendrait à prouver que l'amidon ne provient

pas exclusivement de l'assimilation chlorophylienne, mais pour une bonne part du cytoplasme. On est d'autant *plus porté à le croire que les phéoplastes cessent d'être visibles dans les kystes et que l'espèce se maintient pendant l'hiver, alors que la lumière est peu favorable à la photosynthèse.*

3° *Le vacuome.* — Les vacuoles, dans cette espèce, ressemblent à s'y tromper à celles de l'espèce précédente comme aspect, variations du nombre et comportement aussi bien dans les individus libres que dans les kystes.

Ainsi ces vacuoles sont aqueuses et ne se colorent pas par les colorants vitaux. De même, on a souvent l'occasion d'observer dans les vacuoles de cette espèce, la présence de très fines particules de 0,6 à 0,7 μ extrêmement nombreuses et qui s'agitent en mouvement brownien ; ces vacuoles avaient conservé leur forme, avec un contour net. Nous avons rencontré fréquemment un peu partout chez les organismes inférieurs un phénomène du même genre, même dans le cytoplasme ; mais il y a certainement à faire une distinction dans ces sortes de manifestations, dont les unes comportent une perte de vitalité, proche de la *mort de la cellule*, alors que d'autres se concilient comme ici avec un *métabolisme normal.*

4° *L'ergastome.* — Cette formation chez le *Peridinium palatinum* ne mérite aucune mention spéciale : elle a les mêmes caractères que l'ergastome du *Glenodinium aciculiferium* et dans les individus libres et dans les kystes.

Comme les kystes des deux espèces étaient mélangés dans la récolte, il devenait difficile de savoir auxquels on avait affaire. En s'aidant de l'examen du *type nucléaire*, nous avons reconnu que les kystes du *Peridinium palatinum* sont exactement sphériques, alors que ceux du *Glenodinium* sont de contour ovale ; les premiers ont un diamètre moyen de 30 à 40 μ, alors que les derniers ont 35 μ de largeur sur 45 μ en longueur, sauf les variations de taille qui sont communes chez tous les Péridiniens.

En possession de ces renseignements, il devenait possible d'établir les ressemblances entre le système vacuolaire des deux espèces, de constater l'abondance d'amidon dans chacun des kystes de ces espèces, de faire la distinction entre les grains d'amidon et les corpuscules oléagineux qui s'y trouvaient mélangés.

La membrane des kystes est double ; elle est constituée par une épispore assez mince qui prend les colorants vitaux ; ainsi le bleu de crésyl lui donne une teinte bleue violet, tandis que l'endospore est épaisse et ne se colore que très faiblement ; la première paraissait parfois traversée de pores très fins (Pl. XVI, Fig. 13, 17).

Si l'on fait agir l'acide sulfurique et l'iodure de potassium on ne voit que l'endospore qui se colore en brun rougeâtre foncé et ce réactif dissocie les couches avant de les faire disparaître. On sait que la division à l'état de mouvement n'a été observée que sur un petit nombre de Péridiniens ; elle a été signalée chez le *Glenodinium aciculiferum* ; l'examen de la culture ne nous a pas permis jusqu'ici de la retrouver.

On remarquera d'autre part que les deux espèces précédentes possèdent des kystes dans lesquels, il n'y a pas formation de *deux embryons* comme chez le *Discodinium Poucheti* Dang., *loc. cit.*, p. 180, Pl. X.

On ne saurait trop profiter de toutes les occasions pour étudier le cycle du développement des Péridiniens. en relation avec les phénomènes d'haplomitose qui accompagnent les différents stades de ce développement.

III. — Le ***Glenodinium Segriense*** sp. nov.

Cette espèce a été récoltée à Ségrie, aux vacances de Pâques 1939 dans un fossé, touchant à la barrière de la maison d'habitation de Bellevue par notre petit-fils Jean Canet : elle se présentait sous la forme d'individus en pleine activité et de kystes dont la forme attira tout de suite notre attention.

L'absence d'une coque remplacée par une membrane peu épaisse nous a conduit à placer cette espèce dans le genre *Glenodinium* : toutefois, on doit signaler que quelques très rares individus présentaient une ébauche de plaques à peine perceptibles (Pl. XVI, Fig. 10).

Le corps est aplati ; l'épithèque a la forme d'un casque à bord relevé au niveau du sillon transversal ; l'hypothèque est plutôt hémisphérique à bord également relevé, de telle sorte que le sillon transversal est relativement profond. Le sillon longitudinal où se fait l'insertion des deux flagelles est marqué par une simple dépression qui empiète légèrement sur l'épithèque et ne se prolonge que peu sur l'hypothèque (Pl. XVI, Fig. 9-11).

Les dimensions sont en largeur 20 à 30 μ et en longueur 30 à 40 μ avec des différences en plus ou en moins selon les individus.

Le mouvement est très vif, l'épithèque en casque dirigé en avant avec accompagnement d'une rotation du corps sur lui-même et de nombreux changements de direction en zig-zag. Le phototropisme agit en direction de la lumière, ce qui ne veut pas dire que l'accumulation a lieu aux endroits les plus éclairés. Ainsi dans une assiette à bords relevés les individus se groupent du côté d'où vient la lumière, qui est moins éclairé que le bord opposé. Les deux flagelles ne présentent rien de particulier ; d'ailleurs, ils sont très difficiles à apercevoir pendant le mouvement et après fixation, ils sont différemment recourbés ; alors que nous avons signalé les caractères du blépharoplaste chez les *Glenodinium* et les *Peridinium*, il nous a été impossible de préciser dans cette espèce le mode d'insertion à la rencontre des deux sillons d'une façon satisfaisante.

L'enkystement chez ce Péridinien est très fréquent, ce qui paraît en relation étroite avec son habitat qui est appelé à des alternatives fréquentes de dessiccation dont certaines peuvent dépasser plusieurs semaines.

Les kystes ont ordinairement une forme très typique qui

est celle d'un hexagone plus ou moins régulier ; deux côtés recouvrent l'épithèque et deux l'hypothèque ; les deux autres sont les côtés latéraux qui réunissent ceux de l'épithèque et de l'hypothèque. On reconnaît en général ces côtés les uns des autres dans leur rapport avec la forme des individus libres, l'angle étant plus aigu du côté épithèque. Quant aux côtés latéraux, ils se distinguent le plus souvent par une légère dépression en leur milieu, dépression qui correspond à la position du sillon transversal dans les individus libres.

Cette description correspond au kyste vu de face ; mais nous savons que les individus libres qui donnent naissance à ces kystes sont plus ou moins aplatis ; il en résulte que les kystes qui en proviennent, vus de profil, ont eux-mêmes un contour du même genre.

La membrane de ces kystes est plus ou moins épaisse selon leur âge et au début sans distinction en épispore et endospore. On peut alors suivre facilement la formation des kystes ; la cellule perd ses deux flagelles et une légère membrane recouvre le sillon annulaire (Pl. XVII Fig. 14) ; puis la dépression s'atténue tout en s'élargissant ; la paroi générale du kyste s'épaissit sans toutefois faire complètement disparaître les traces de courbure qui correspondent au sillon annulaire primitif et qui indiquent la position des deux côtés latéraux du kyste (Pl. XVII, Fig. 13).

Il ne faut pas oublier qu'à côté de ces kystes de forme normale, il en existe d'autres dont les modifications d'ailleurs légères de volume et d'aspect, vont de pair avec celles des individus dont ils proviennent.

Ce *Glenodinium* a offert une particularité qui nous a fortement intrigué ; alors que dans la première récolte, aucun des milliers d'individus examinés n'avait montré de *stigma* apparent, dans une seconde récolte, la même espèce possédait un stigma nettement caractérisé, en un disque d'un rouge vif situé sous la membrane, non loin du sillon annulaire. Il ne nous a pas été possible de vérifier si ce stigma

était fixé à la surface d'un chloroplaste comme la chose a lieu habituellement.

Or, si nous consultons la Monographie de M. Lefèvre, nous y lisons ce passage que nous allons reproduire tout entier, à propos du stigma des Péridiniens :

« Certains Péridiniens sont pourvus d'un stigma dont la forme peut être sphérique, ovale ou en fer à cheval. Les auteurs anciens avaient cru voir dans cet organe un œil assez compliqué se rapprochant beaucoup de celui des animaux inférieurs. On regarde maintenant ce stigma comme étant formé d'une substance protoplasmique contenant des grains d'hématochrome.

« Le stigma n'existe pas chez toutes les espèces de Péridiniens. Très commun chez les *Glenodinium* et *Gymnodinium*, il est au contraire très rare chez les Péridiniens d'eau douce. On n'en connaît actuellement qu'une espèce (*Peridinium quadridens*) qui présente cette particularité ; elle pourrait même en posséder deux. J'avoue sincèrement que je suis assez sceptique au sujet de l'existence de cette ou de ces taches. Il est extrêmement facile de confondre certaines inclusions protoplasmiques avec un véritable stigma. Entz (1926) parlant de ces inclusions dans *P. Borgei* est très catégorique (für stigmata halte ich sie keinesfalls).

« Le stigma se place généralement au croisement des deux sillons. Il est facilement visible par la face ventrale. Très analogue à celui des Eugléniens, sa fonction semble être d'orienter la cellule vers la lumière.» (*Loc. cit.*, p. 13-14).

Ce passage relatif au stigma des Péridiniens nous a été très utile ; sachant de la sorte que ce stigma n'avait été signalé jusqu'ici que dans une seule espèce d'eau douce, le *Peridinium quadridens*, nous nous sommes reporté immédiatement à la description de ce *P. quadridens* (*loc. cit.*, p. 460) pour vérifier s'il existait quelque analogie entre cette espèce et la nôtre.

Nous avons constaté qu'il n'existait entre elles aucune parenté du fait de l'existence d'un stigma dans les deux espèces.

Ce point réglé, un autre problème de systématique s'est posé. La forme si caractéristique du kyste dans notre Péridinien nous donnait l'espoir de trouver une espèce ayant un stade de repos offrant la même configuration. Effectivement, nous avons trouvé (*loc. cit.*, p. 169, Fig. 827) un *Peridinium Lomnickii* var. *splendida* dont le kyste ressemble à celui de notre espèce ; mais une nouvelle difficulté se présente, car dans cette même espèce, on a figuré dans la même page, un kyste de forme arrondie. Dans les conditions actuelles, il est donc vain de chercher à établir un groupement ou des affinités d'après la morphologie du kyste et nous avons été conduit à créer une espèce nouvelle sous le nom de *Glenodinium Segriense.*

Personnellement, nous sommes convaincu que l'élément décrit par nous sous le nom de stigma n'a pas été confondu avec l'une des petites sphérules rouges de nature oléagineuse qui peuvent se rencontrer au voisinage du stigma et qui sont à l'origine des grosses sphères rouges des kystes.

Nous avons vu que le *Glenodinium Segriense* est sensible à la direction du rayon lumineux ; on est porté à croire que ce phototropisme est en relation avec la présence du stigma.

Nous allons maintenant décrire les principaux caractères des constituants cellulaires contenus dans le cytoplasme ; ce sont 1° le *nucléome* ; 2° le *plastidome* ; 3° le *vacuome* ; 4° l'*ergastome* et éventuellement le *chondriome.*

1° Le *nucléome.* Cette formation ne comprend qu'un seul noyau soit dans les individus libres, soit dans les kystes.

Ce noyau se présente sous la forme d'une sphère d'un diamètre de 8 à 10 μ située habituellement dans l'épithèque ; elle est constituée par un grand nombre de chromomères au contact, ce qui lui donne l'aspect d'une mûre, la membrane nucléaire étant réduite à une simple pellicule. Cette apparence se trouve aussi dans les kystes, mais le noyau a d'ordinaire une position plus médiane (Pl. XVII, Fig. 10).

D'autres fois, le noyau est allongé en un biscuit qui est

disposé suivant l'axe de la cellule ; cette disposition nous a paru en rapport dans les individus en état d'activité, avec une bipartition rapide par haplomitose (Pl. XVIII, Fig. 13-17).

Le nucléole n'est pas apparent sur le vivant : il ne se voit qu'après fixation et coloration à l'hématoxyline par exemple ; il apparaît alors encastré dans une échancrure de la surface comme dans le *Gymnodinium hyalinum*, le *Glenodinium cinctum*, le *Peridinium cinctum*, le *Discodinium Poucheti* ; son adhérence à la masse nucléaire doit être assez faible, car il suffit de l'action de l'alcool pour l'en détacher ; on le rencontre fréquemment à l'une des extrémités du fuseau ; parfois un second nucléole occupe l'autre extrémité de ce fuseau. Nous avons vu également un noyau en biscuit où deux nucléoles se trouvaient dans la partie médiane.

Le nucléole, dans cette espèce, ne paraît pas jouer un rôle dynamique comparable à celui qui accompagne l'haplomitose chez les Eugléniens ; toutefois sa division semble devoir accompagner la bipartition de la masse nucléaire, comme chez le *Glenodinium* de Hovasse, car nous l'avons vu s'allonger en bâtonnet lors de cette bipartition (Pl. XVIII, Fig. 13-16).

Pendant l'haplomitose, l'aspect souvent mûriforme du noyau change : les chromomères font place à un état filamenteux dû à la présence de nombreuses chromospires orientées d'une façon générale à la prophase suivant la longueur du biscuit nucléaire ; celui-ci se scinde en deux à la manière ordinaire.

Pour des raisons que nous avons longuement développées à propos de l'*Oxyrrhis marina* dans notre premier mémoire, la bipartition du corps ne doit pas être considérée comme transversale, elle est longitudinale ou oblique en réalité et passe par l'endroit d'insertion des deux flagelles.

On observe pendant l'haplomitose des déformations du corps (Pl. XVII, Fig. 12, 19, 20) qui préparent ainsi que chez l'*Oxyrrhis marina* et le *Glenodinium* de Hovasse la recons-

titution des deux nouveaux individus avec leur morphologie propre comprenant épithèque et hypothèque.

On sait que dans l'haplomitose des Péridiniens, nous avons distingué le type caténiforme avec chaînettes de chromomères restés distincts, et le type filiforme dans lequel les chromomères fusionnent en filaments plus ou moins longs ou chromospires.

Chez notre *Glenodinium* l'haplomitose est du type filiforme avec nombreuses chromospires.

2° Le *plastidome*. Les phéoplastes d'un jaune brun sont en quantité extrêmement variable ; selon les individus, leur nombre oscille entre une vingtaine à peine, et plus d'une centaine ; le diamètre des premiers atteint 5 à 6 μ ; celui des seconds ne dépasse pas 1,5 μ à 2 μ. Ces plastes à contours ordinairement arrondis sont plus ou moins aplatis et forment une assise unique sous la membrane (Pl. XVII, Fig. 9-12) ; nous en avons vu qui s'allongeaient en gros bâtonnets ou plus rarement en filaments de 15 à 20 μ.

Les phéoplastes ont une structure homogène et ne renferment jamais d'amidon à leur intérieur ; notons cependant, que dans deux ou trois kystes, ces éléments, par l'iodure de K ont bruni à tel point qu'on pouvait les considérer comme imprégnés d'amidon.

La formation de l'amidon se *produit dans le cytoplasme au voisinage immédiat des plastes, et du côté interne* ; l'origine de l'amidon reste donc ici difficile à préciser. Sans doute, l'assimilation chlorophyllienne réalisée par les phéoplastes a-t-elle un rôle prépondérant puisque l'eau de la culture ne renferme que peu ou point de matière organique ; mais il n'en reste pas moins que le cytoplasme n'a pas perdu nécessairement la propriété primitive qu'il possède dans les espèces saprophytes de produire directement l'amidon, ainsi que nous l'avons vu en particulier dans le *Gymnodinium fucorum*.

La répartition de l'amidon dans la cellule et son degré

d'abondance doivent être étudiés à la fois dans les individus en activité et dans les kystes.

Les renseignements que nous allons fournir ne peuvent être pris que comme simples indications, car les causes de variations dans la teneur en amidon d'une cellule et sa quantité, sont nombreuses, complexes et pour un certain nombre mal connues.

Ce qui nous a paru intéressant à signaler, c'est le fait d'une sorte de localisation dans le corps des grains d'amidon ; leur groupement en croissant dans une moitié, sous l'assise des plastes est assez générale : les grains qui sont réunis là sont de grosseur différente, et leur nombre est plus ou moins grand (Pl. XVIII, 9, 10, 12).

Cette localisation de l'amidon en un point déterminé de la cellule nous a surpris et nous avons pensé tout d'abord qu'elle pouvait être en rapport avec la position du noyau ; celui-ci, en effet, se trouve en général dans l'autre moitié de la cellule et par conséquent assez éloigné du centre de formation de l'amidon (Pl. XVIII, Fig. 9). Mais il n'a pas été possible de déceler un rôle quelconque du noyau dans cette localisation quand elle existe.

Finalement, nous nous sommes aperçu que cette localisation en une sorte de croissant des grains amylacés correspondait à une épaisseur plus grande du cytoplasme en cette partie de la cellule.

Dans la portion dépourvue d'amidon, au niveau du noyau le cytoplasme ne comprend ordinairement que l'assise des phéoplastes ; il n'y a pas de place pour un dépôt de l'amidon qui, dans ces conditions va se condenser plus loin, dans le cytoplasme là où les phéoplastes sont absents.

Cela est si vrai que si le noyau est de position plus centrale avec une épaisseur notable de cytoplasme tout autour, il y aura une couronne régulière d'amidon tapissant l'assise de phéoplastes (Pl. XVIII, Fig. 11).

La localisation fréquente de l'amidon, dont nous venons d'indiquer la cause, montre du moins que la condensation

de l'amidon ne se fait pas nécessairement au voisinage des plastes, mais qu'il peut exister un *transport à distance*, c'est-à-dire d'une extrémité à l'autre de la cellule.

Evidemment, ces constatations n'impliquent pas que le noyau ne joue aucun rôle dans cette répartition ; mais ce rôle ne peut être actuellement défini, ce qui est le cas pour beaucoup des fonctions qui sont attribuées à cet élément de la cellule.

Si nous passons maintenant à l'examen des kystes, nous voyons que la répartition des grains d'amidon s'y montre, en général, beaucoup plus régulière que dans les individus libres ; elle est conditionnée par les changements qui se produisent dans la position du cytoplasme en relation avec le vacuome.

Au début de la formation du kyste, la cellule est encore plus longue que large et la localisation de l'amidon en une sorte de croissant est souvent très nette (Pl. XVIII, 9, 10, 12); puis, alors que le kyste tend à prendre sa forme définitive, le cytoplasme s'étend plus uniformément en une couche épaisse qui renferme tout d'abord l'assise unique des phéoplastes, tapissée par la couche amylifère avec des grains d'amidon nombreux (Pl. XVII, Fig. 28); ce cytoplasme pariétal se prolonge à la surface du noyau et il envoie à l'intérieur du kyste quelques trabécules qui sont délimités par les vacuoles ; on y rencontre des grains d'amidon, mais aussi de gros globules oléagineux colorés en rouge et dont il sera question plus loin.

Il arrive donc que la localisation de l'amidon dans l'épithèque a *persisté* dans le kyste ; ainsi, l'un de ces kystes montrait une douzaine de gros grains d'amidon à l'avant (Pl. XVII, Fig. 27), un seul à l'arrière et absence totale sur les côtés. Mais, en général, l'amidon est beaucoup plus abondant et les grains sont disposés en une couronne complète.

Les grains d'amidon arrivent à disparaître progressivement avec l'âge du kyste : au début de sa formation, celui-ci

en renferme des quantités très variables, soit localisées comme dans les individus libres en une sorte de croissant, soit formant couronne sous l'assise des plastes en grains de grosseur variable ; puis la taille de ces grains diminue et les fait passer à l'état de fines sphérules de 1 µ environ : celles-ci, suivant l'état de la digestion, sont mélangées avec des grains plus gros. On les rencontre, non seulement sous l'assise des phéoplastes, mais aussi dans les trabécules de cytoplasme qui partent de la surface quand il en existe.

Finalement, dans les kystes âgés qui sont faciles à reconnaître, il n'*existe plus aucune trace d'amidon* ; ces kystes ne renferment que les plastes, les globules rouges, les vacuoles, et une réserve abondante de sphérules, tassées les unes contre les autres, d'un diamètre de 1,3 µ à 2 µ ; la présence de ces sphérules en telle abondance a posé un problème délicat, qui nous a arrêté longtemps, mais qui finalement a été résolu au mieux comme on le verra plus loin.

C'est au moment où l'amidon disparaît que débute la formation des sphérules, en dehors de l'assise pariétale des plastes, pour s'étendre de là vers le centre dans tout le cytoplasme (Pl. XXVII, Fig. 29) ; (Pl. XVIII, Fig. 4).

L'étude du *vacuome* et celle de l'*ergastome* va nous renseigner plus complètement sur la structure de ce Péridinien qui sera probablement le mieux connu à cet égard de toutes les espèces observées jusqu'ici dans ce groupe ; on fait ainsi un pas de plus dans la connaissance de la cellule, de son évolution et de son métabolisme.

Nous ne regrettons donc pas les longues heures consacrées à cet examen, bien que les résultats n'aient pas toujours au début répondu à nos efforts.

On peut cependant déjà insister sur un point important de la structure des kystes : tout protistologue sait combien il est difficile de mettre en évidence la présence des plastes dans les kystes ; or, nous avons réussi à voir *ces plastes à tous les stades de l'évolution de ces kystes sans qu'aucun doute puisse se manifester* désormais à cet égard. On pouvait pré-

voir ce résultat, mais une vérification sérieuse n'était cependant pas inutile (Pl. XVII, Fig. 29, Pl. XVIII, Fig. 1).

3° Le *vacuome*. Cette espèce nous a fourni la possibilité d'étudier à loisir cette formation cellulaire qui a donné lieu chez les Péridiniens à tant d'opinions différentes.

Il s'agit, en somme chez ce *Glenodinium*, de *vacuoles ordinaires* très aqueuses, et qui présentent cette particularité très rare de ne pas se colorer par les colorants vitaux.

Dans les *individus libres*, on en trouve qui possèdent une dizaine de vacuoles et la cellule contient alors, outre l'assise pariétale de cytoplasme qui renferme les phéoplastes et l'amidon, les trabécules cytoplasmiques qui entourent les vacuoles. Si la cellule ne contient qu'une très grande vacuole et une ou deux plus petites, sa constitution tend à se réduire à l'assise pariétale de cytoplasme, qui se renfle simplement à un endroit pour entourer le noyau.

En somme, nous trouvons chez ce Péridinien une disposition des vacuoles qui rappelle exactement celle des cellules végétales ordinaires, avec cette différence cependant que, même avec une dizaine de vacuoles, le diamètre ne descend guère au-dessous de 3 μ ; la quantité de cytoplasme renfermée dans une cellule avec ses éléments divers, noyau, plastes, amidon et huile est donc fonction du système vacuolaire.

Le vacuome, dans les kystes, présente les mêmes différences que celles que nous venons de constater dans les individus libres ; nous y avons compté jusqu'à une vingtaine de vacuoles exactement sphériques d'un diamètre de 5 μ alors que, habituellement, on n'en voit que trois ou quatre dont une ou deux très grandes et irrégulières de forme ; parfois même, on n'en aperçoit qu'une très grande.

Dans l'enkystement des différents groupes d'organismes inférieurs, la formation des kystes est accompagnée d'un départ d'eau qui réduit le vacuome à son minimum ; finalement, les vacuoles ne sont plus visibles ; on peut même se demander si elles n'ont pas complètement disparu.

La multiplication des vacuoles ou leur réduction pendant la période d'activité, se fait par fusion et fragmentation ; il n'y a donc pas lieu, à ce moment, de parler de formation de *novo* pour le vacuome.

Il n'en est pas de même, lorsqu'on passe du kyste à une autre génération ; comme les colorants vitaux n'indiquent pas dans ces kystes la présence de métachromatine condensée, ainsi que dans le stade de repos des autres organismes inférieurs, on ne saurait la faire intervenir dans la naissance du nouveau vacuome.

Toutefois, nous avons eu l'occasion de faire à ce sujet une remarque intéressante.

On a souvent signalé soit chez les organismes inférieurs ou dans d'autres groupes, la présence d'une poussière de corpuscules extrêmement fins s'agitant en mouvement brownien, à l'intérieur des vacuoles ; le phénomène a été, en général, décrit comme correspondant à une diminution de la vitalité cellulaire.

Dans notre Péridinien, cette agitation dans les vacuoles *est fréquente et elle existe aussi dans les kystes, alors que la cellule est encore dans son état normal.* Nous attribuons la fréquence du phénomène dans ce cas particulier, à l'absence de substance colloïdale dans le contenu des vacuoles ; les fines particules qui sont en suspension dans l'eau de ces vacuoles peuvent dans ces conditions y tourbillonner à l'aise.

La dimension de ces particules est tellement faible qu'elles se trouvent à la limite de la visibilité (0,6 μ) ; elles passeraient certainement inaperçues, sans cette agitation qu'elles manifestent en un violent tourbillon ; elles sont extrêmement rapprochées les unes des autres et leur nombre dans une grande vacuole ne saurait être évalué (Pl. XVII, Fig. 15-16) même approximativement.

On doit se demander quelle est la nature de ces éléments ; sur ce point, nous n'apportons que des renseignements trop vagues et trop peu nombreux ; au cours de nombreux essais

de coloration vitale soit au bleu de crésyl, soit au rouge neutre, nous n'avons réussi que rarement à les voir nettement. Toutefois, il nous a semblé apercevoir vaguement, avec le rouge neutre, une coloration rouge de ces particules.

En ce cas, ces éléments presque ultramicroscopiques, devraient être rattachés sans doute aux endochromies qui proviennent dans le vacuome normal des plantes d'une précipitation de la métachromatine.

Mais le résultat serait trop beau, eu égard aux difficultés de visibilité ; s'il était confirmé, il n'y aurait donc pas réellement dans le vacuome des Péridiniens absence de métachromatine ; elle se trouverait simplement à l'état finement pulvérisé en très faible quantité et la naissance d'un nouveau vacuome à la germination des kystes aurait lieu par hydratation de ces particules, au lieu de se faire par simple pénétration au sein du cytoplasme ; l'idée, pour l'instant ne peut être retenue qu'à l'état d'hypothèse fragile.

Notons enfin que le vacuome dans ce *Glenodinium*, n'a jamais montré de vacuoles contractiles ; s'il en existe, elles devront se rencontrer au voisinage de l'insertion des deux flagelles, à la rencontre du sillon longitudinal et du sillon transversal qui correspond, en réalité, comme on l'a vu précédemment, à l'avant du corps.

En résumé, le *système vacuolaire de cette espèce devient le mieux connu parmi ceux qui ont été décrits dans le groupe entier des Péridiniens.*

4° *L'ergastome.* On doit distinguer dans cette formation d'une part les liposomes ordinaires incolores et un autre système d'éléments oléagineux constitués par de grosses sphères d'une belle couleur rouge.

Les *liposomes* ordinaires incolores ont un diamètre de 1,5 μ à 2 μ ; ils s'intercalent entre les plastes et les grains d'amidon ; quelques-uns vont jusqu'à la paroi : c'est surtout à l'intérieur des kystes qu'on en rencontre de plus gros (3 μ), mélangés à de plus petits.

D'autre part, les grosses sphères rouges, de nature oléagineuse sont en nombre réduit — de une à trois dans les individus ordinaires ; alors, elles sont souvent situées en des endroits différents du cytoplasme. Dans les kystes, ce nombre est parfois d'une douzaine ; elles sont alors groupées vers le centre du kyste ou un peu latéralement ; elles paraissent se former indépendamment des liposomes ordinaires incolores mais on ne saurait se prononcer catégoriquement car, celles que l'on voit sont déjà imprégnées du pigment rouge.

Occupons-nous d'abord des liposomes ordinaires et nous reviendrons ensuite à l'étude des globules rouges.

Les *liposomes ordinaires* sont plus faciles à reconnaître après une action de l'acide osmique prolongée pendant quelques heures ; ils ont une tendance à se grouper dans la partie interne du cytoplasme sous l'assise des phéoplastes ; ils sont d'abord groupés en ilôts irréguliers ou isolés entre les phéoplastes. A un stade plus avancé, ces éléments diminuent en nombre et augmentent en volume, sans doute par fusion ; certains atteignent 3 et 4 μ ; leur nombre, en ce cas, n'est jamais très élevé et ne dépasse guère une dizaine ; leur grosseur varie dans un même individu.

Nous insistons sur le fait que ces liposomes occupent la place de l'amidon disparu.

Outre les liposomes incolores, le *Glenodinium Segriense* renferme encore dans son cytoplasme *une autre réserve oléagineuse qui est présenté de façon constante, soit dans les individus libres, soit dans les kystes où elle est plus abondante.*

Chez les individus libres, on ne rencontre, en général qu'un ou deux globules rouges, rarement trois ou davantage ; le diamètre est en moyenne de 2 μ à 4 μ ; ils sont éloignés ou rapprochés les uns des autres : leur substance est homogène et ils sont imprégnés d'un beau pigment rouge (Pl. XVII, Fig. 18).

Nous avons émis l'idée que cette coloration pourrait provenir d'un transport d'un pigment venu des plastes : mais la preuve est difficile à fournir.

On ne saurait davantage préciser l'origine même de ces globules ; nous avons bien vu, sur quelques individus jeunes, *un amas de fins granules rouges*, à la place de ces globules, mais il faudrait un examen plus complet pour en tirer une conclusion sur le mode de formation de ces éléments (Pl. XVII, Fig. 17-18).

Quoi qu'il en soit, la grosseur de ces globules rouges va en augmentant à l'enkystement ; leur position a une tendance à changer : d'éloignés qu'ils étaient ordinairement dans les individus libres, ils se rapprochent. Nous en avons noté ainsi une demi-douzaine groupés vers le centre du kyste (Pl. XVII, Fig. 27). Toutefois, le nombre habituel est de deux ou trois et dans ce cas, le diamètre peut aller de 5 à 10 μ ; la présence d'un gros globule de 5 à 6 μ n'est pas un obstacle à l'existence, dans le même kyste, de globules n'ayant qu'un diamètre de 2,5 μ.

La position de ces éléments est toujours commandée par les changements qui se produisent dans le cytoplasme, par la disparition progressive de l'eau au cours de l'enkystement et le remplacement du système vacuolaire par une production rapide d'*éléments sphérulaires dans le cytoplasme à partir de la surface* (Pl. XVII, Fig. 29).

Les sphérules se montrent d'abord en contact de la paroi interne du kyste, s'intercalant ainsi entre la membrane et l'assise pariétale des phéoplastes ; une seconde couronne de ces sphérules double la première repoussant à nouveau les phéoplastes vers l'intérieur ; ces éléments de réserve qui ont un diamètre assez uniforme de 1,6 μ finissent par envahir tout le cytoplasme, amenant vers le centre du kyste les globules rouges qui se trouvent ainsi entourés à faible distance par les phéoplastes ; la position du noyau n'a pas subi de changement sensible.

Ce n'est pas sans difficulté que nous sommes arrivé à reconnaître la *nature exacte* de cette formation qui pouvait être constituée soit par des *grains d'amidon*, soit par une *substance azotée* comme l'aleurone, soit par une *substance oléagineuse*.

La possibilité d'une réserve amylacée devait être écartée tout de suite sans aucun doute possible : depuis le début de l'enkystement, nous avions assisté à la disparition progressive de l'amidon ; l'emploi de l'iode montrait que, à la fin de l'enkystement, la cellule n'avait plus aucune trace d'amidon.

L'hypothèse d'une réserve azotée méritait d'être examinée à fond : mais si l'on considère que les sphérules en question ont en général un diamètre inférieur à 2 μ et que les réactifs pour les atteindre, ont à traverser une épaisse membrane, on ne sera pas trop surpris de notre embarras ; nous hésitions fortement entre une sorte d'aleurone et une substance oléagineuse.

Sans doute, avec l'iode ou l'iodure de potassium, chaque sphérule isolée paraissait incolore, mais leur ensemble montrait une sorte de teinte jaune. De même avec l'acide osmique, il était impossible d'observer un noircissement quelconque pour les sphérules prises isolément, alors que l'ensemble présentait une légère teinte brune.

Le séjour du matériel dans l'alcool à 95° ne donnait que des résultats assez inconstants et même, après une dizaine de jours, il n'était pas rare de rencontrer les sphérules intactes, ainsi d'ailleurs que les gros globules rouges du centre.

Heureusement, la présence dans ce matériel de *globules colorés en vert* par la chlorophylle nous a mis sur la voie d'une solution élégante du problème, en nous rappelant que, dans un Mémoire sur l'*Apistonema submarinum* Dang. (Le Botaniste, Série 26, 1934) nous avions déjà indiqué les différentes modalités du transport de la chlorophylle des plastes sur l'huile : il ne restait plus qu'à appliquer notre propre méthode aux kystes du *Glenodinium* : elle a parfaitement réussi.

Voici l'une des expériences réalisées sans interruption sous le microscope le 1er mai dernier sur un kyste arrivé au stade final de la formation des sphérules ; cette expérience débute à 9 h. 35 du matin par la mise en contact de l'alcool à 95°.

Dix minutes après, à 9 h. 45, j'ai pu déjà assister au transport de la chlorophylle, provenant des phéoplastes sur la couronne formée extérieurement par les sphérules dont chacune a pris une belle couleur verte (Pl. XVIII, Fig. 1).

A 9 h. 50, toutes les sphérules, même celles qui sont situées plus intérieurement sont colorées en vert.

A 9 h. 55, par suite d'une légère contraction du cytoplasme amorcée déjà depuis quelques minutes, j'assiste d'une part à l'expulsion de quelques sphérules dans l'intervalle qui s'est produit entre le cytoplasme contracté et la membrane ; d'autre part, je note la formation de globules verts plus gros parmi les sphérules (Pl. XVIII, Fig. 2).

A 10 heures, ces globules ont augmenté de volume par fusion entre eux : leur nombre devient aussi plus élevé, alors que celui des sphérules a diminué et va tendre à disparaître plus ou moins.

A 10 h. 25, on ne voit plus guère que des globules dont le diamètre oscille entre 2 μ et 4 μ ; plusieurs sont engagés dans l'intervalle qui s'est produit entre le cytoplasme et la membrane (Pl. XVIII, Fig. 3).

Pendant que ces changements se produisaient, les gros globules rouges du centre perdaient progressivement et lentement une partie de leur pigment : il en existait trois gros au contact, au début de l'expérience ; à 10 h. 30, ils se montraient en voie de fusionner entre eux.

Nous savons donc de *façon certaine* que l'abondante réserve de sphérules qui se trouve dans les kystes âgés après la disparition de l'amidon, appartient au groupe des substances oléagineuses. Si l'expérience est prolongée pendant deux heures, les globules verts imprégnés de chlorophylle peuvent atteindre 5 μ ; parfois il arrive que toutes les sphérules ont fusionné en une grosse goutte d'huile, atteignant 15 μ en longueur avec une largeur de 10 μ ; elle se trouve située, dans ce cas entre le cytoplasme et la membrane (Pl. XVIII, Fig. 11).

Quant aux sphères centrales imprégnées de pigment

rouge, elles peuvent être au bout de deux heures, complètement décolorées et il advient qu'à leur tour, *elles peuvent adsorber le pigment vert chlorophyllien.*

Enfin, nous avons vu également que le pigment rouge en quittant les gros globules, pouvait imprégner les sphérules d'huile en leur donnant une légère teinte violacée ; inversement, alors que le pigment rouge existe encore dans les sphères centrales, celles-ci peuvent en adsorbant une faible quantité de chlorophylle, devenir de *couleur violet sale.*

Nous avons indiqué en 1934, *loc. cit.*, que la solution commerciale d'aldéhyde formique connue sous le nom de formol agissait comme l'alcool dans le transport de la chlorophylle des plastes sur les gouttes d'huile.

En examinant à nouveau l'action du formol sur le *Tribonema* et différentes Diatomées, nous avons vu que si son action sur le transport de la chlorophylle était *comparable à celle de l'alcool*, le résultat était moins bon sur les kystes du Péridinien, peut-être parce que les phéoplastes des Péridiniens à ce stade renferment peu de chorophylle.

Cependant, l'observation nous a permis de constater que les gouttes d'huile, surtout celles qui se trouvent au voisinage des grosses sphères rouges, prenaient une teinte rougeâtre, par un transport de pigment provenant de ces sphères. On serait ainsi conduit à donner corps à une hypothèse émise plus haut, que le pigment rouge des grosses sphères a lui-même pour origine un transport provenant d'un pigment des phéoplastes.

En résumé, après les nombreuses observations qui viennent d'être exposées, l'étude de l'ergastome du *Glenodinium Segrience* a fait un grand pas ; *son comportement nous est mieux connu à la fois dans les individus libres et dans les kystes ; à l'amidon, d'une manière générale, succède une substance oléagineuse : celle-ci s'accumule dans les kystes âgés en sphérules de façon assez brusque ; sa nature n'a pu être établie avec certitude que par une méthode qui offre toute garantie et*

qui avait été utilisée par nous dès 1934 : on ne saurait trop la recommander, dans les cas semblables.

Si l'on cherche à se représenter l'évolution d'un kyste depuis le moment où les zoospores perdent leur activité et commencent à épaissir leur membrane, jusqu'au stade dernier qui précédera la germination, on constate, d'après ce qui vient d'être dit, un certain nombre de changements dans la structure de ce kyste : ces changements intéressent les diverses formations cellulaires et plus particulièrement, semble-t-il, le *vacuome*, le *plastidome* et l'*ergastome*.

En ce qui concerne le *vacuome*, nous partons avec les zoospores, d'une grande vacuole centrale de forme irrégulière qui est entourée d'une couche de cytoplasme laquelle renferme le noyau, les phéoplastes, l'amidon et l'huile ; cette vacuole renferme une multitude de petits corpuscules en agitation ; cette vacuole centrale unique peut être remplacée par plusieurs vacuoles sphériques.

A partir de ce moment, nous assistons à une disparition progressive de l'eau des vacuoles, de telle sorte que dans les kystes à maturation complète, on n'arrive plus à distinguer aucune trace de vacuoles : elles sont peut-être remplacées par certaines pelotes sphériques qui résulteraient d'une agglomération des fines particules contenues au début dans le vacuome : cette formation est la seule dont la destinée dans le kyste est encore obscure.

Du côté du *plastidome*, par exemple, il se produit à partir du début un déplacement des phéoplastes pariétaux, vers la partie centrale du corps *abandonnée* par le suc vacuolaire ; ce déplacement correspond à une *disparition* plus ou moins rapide des grains d'amidon.

Ce déplacement est *provoqué* par une augmentation brusque des *liposomes* succédant à la *digestion* de l'amidon ; ils naissent dans la couche pariétale de cytoplasme entre la paroi et les plastes : leur nombre augmente et les phéoplastes se trouvent finalement *repoussés* au centre du kyste.

Le kyste est arrivé à sa maturité complète et peut at-

tendre sous sa double membrane les conditions favorables à sa germination.

Nous avons de sérieuses raisons de croire que les états par lesquels il évoluera, en reprenant son activité, sont ceux par lesquels il vient de passer : ils se produisent simplement en sens inverse. Comme ils se sont trouvés très vraisemblablement mélangés dans nos cultures, la distinction devenait difficile.

Toutefois, nous croyons pouvoir avancer une hypothèse à laquelle on peut accorder une réelle confiance. Dans le *Glenodinium Segriense*, le kyste ne forme pas en germant deux embryons comme dans le *Glenodinium cinctum* ou davantage comme chez le *Gymnodinium fucorum* ou le *Ceratium tetraceros* ; c'est au stade zoospore que la multiplication se produit par bipartitions successives.

La double membrane du kyste n'est pas un obstacle à la sortie de l'embryon : l'endospore est dissous, alors que l'exospore tend à se fragmenter sous l'apport d'eau.

Notons — et ceci n'est plus une hypothèse — que l'endospore sur les kystes âgés ne montre pas les couches concentriques habituelles : sa substance offre, par contre, des stries fines radiales qui la traversent et dessinent des lignes en surface. D'autre part, l'exospore est aussi perforée de pores comme il en existe chez beaucoup de coques d'organismes inférieurs.

Le kyste conserve donc une certaine perméabilité qui favorise l'apport d'eau au moment de la germination.

IV. — Le ***Glenodinium divergens***.

Sous le nom de *Peridinium divergens*, Ehrenberg a décrit autrefois une espèce marine qui est l'une des mieux caractérisées parmi celles que l'on connaît.

Le hasard a voulu que nous retrouvions récemment dans notre correspondance une carte postale, datée de novembre

1910, provenant de l'herbier de Kew et signée A. D. Cotton : nous la reproduisons parce qu'elle pose un problème intéressant :

Cher Monsieur. *Je vous envoie par la poste un petit tube renfermant des spécimens d'un Péridinien. Cet organisme se rencontre en quantité énorme dans la mer, lui donnant sur les côtes de Southampton une couleur « dark red-brown » : il se montre, chaque année, dans ces conditions, au mois d'août et de septembre. Je pense qu'il s'agit d'un stade zoospore et il m'a été impossible de le déterminer. Comme vous avez porté beaucoup d'attention à ce groupe, peut-être pourrez-vous reconnaître cet organisme* : « *though it is immature* ».

Cette carte m'avait été envoyée à Poitiers ; sur ces entrefaites, j'avais été nommé à Paris, de telle sorte que l'échantillon m'arriva avec quelques jours de retard : un examen rapide me permit cependant de faire quelques dessins montrant la structure du noyau. Or, en consultant récemment ces dessins, j'ai constaté que la structure du noyau dans cette espèce est nettement du type *Glenodinium* et c'est ce qui donne actuellement un intérêt certain à cette ancienne observation.

En effet, nous avons vu combien les auteurs éprouvent de difficultés à ranger beaucoup d'espèces soit dans le genre *Glenodinium* soit dans le genre *Peridinium* : on ignore le plus souvent si la forme *Glenodinium* rencontrée est un stade immature, un stade jeune d'une espèce appartenant au genre *Peridinium* ou s'il s'agit d'une espèce autonome.

La question a fait un grand pas lorsque nous avons démontré que le type nucléaire des *Glenodinium* était différent de celui des *Peridinium* : le premier appartient au type *mûriforme*, alors que le second est du type *punctiforme. Il est peu vraisemblable que, dans la même espèce, on puisse passer d'un type à l'autre.*

On est amené ainsi à constituer deux groupes d'après la structure du noyau.

Or, nos dessins de 1910, se rapportant à l'espèce anglaise

(Pl. XVIII, Fig. 18-21), s'ils donnent l'impression d'une forme jeune de *Peridinium divergens* Ehrbg. montrent nettement que le noyau est du type *mûriforme* : nous rangerons donc cette espèce anglaise dans le genre *Glenodinium*, laissant à l'avenir le soin de nous faire connaître la structure du noyau dans le *Peridinium divergens*, ce qui ne tardera guère maintenant que l'attention est attirée de ce côté ; la présence d'une coque caractéristique du genre *Peridinium* laisse prévoir l'existence d'un noyau à structure punctiforme.

Il nous reste à dire quelques mots d'une petite espèce qui se trouvait mélangée au *Glenodinium Segriense.*

V. — Le ***Gymnodinium simplex*** sp. nov.

Cette espèce se trouvait mélangée au *Glenodinium Segriense* dont elle se distinguait, au premier examen par ses dimensions *beaucoup plus petites* et par le *nombre réduit des phéoplastes.*

L'épithèque avait un contour demi-sphérique alors que l'hypothèque était conique ; mais souvent les deux moitiés étaient hémisphériques, rendant ainsi leur distinction difficile sinon impossible (Pl. XVII, Fig. 1-8).

Les dimensions du corps varient : les plus petites formes avaient 9 μ en largeur sur une longueur de 20 μ ; les plus grosses montraient une largeur de 15 à 17 μ sur une longueur de 20-22 μ.

Le sillon transversal était plus ou moins net, souvent réduit à une simple échancrure.

Le noyau était central, d'un diamètre de 5-6 μ : sa structure était du type punctiforme ; on pouvait y apercevoir sur certains individus de fines chromospires orientées en différents sens et l'un d'eux a montré une haplomitose normale (Pl. XVII, Fig. 3, 5, 7, 8).

Le nombre des phéoplastes était de 4 à 8 ; ils étaient en

surface ; on apercevait quelques granules d'amidon et aussi quelques liposomes.

La plupart des individus montraient un cytoplasme incolore : toutefois, nous avons remarqué un globule rouge dans deux individus.

Cette espèce n'a montré aucune tendance à la nutrition animale : le cytoplasme était complètement dépourvu d'*ingesta*.

Malheureusement, ce Péridinien a disparu en quelques jours de la culture et son étude n'a pu être poussée plus loin.

PLANCHES HORS TEXTE

PLANCHE XVI

1° *Glenodinium aciculiferum* Fig. 1-11.

Fig. 1. — Face dorsale, d'après M. LEFÈVRE, *loc. cit.*, p. 168.
Fig. 2. — Face ventrale. *Id.*
Fig. 3. — P. phéoplastes ; A. amidon ; V. vacuoles ; N, noyau avec ses chromospires.
Fig. 4. — Les phéoplastes sont filamenteux et recourbés ; l'amidon est dispersé ; chromomères à l'état de sphérules.
Fig. 5. — Trois vacuoles ; H. globules d'huile ; N. noyau avec chromospires.
Fig. 6. — Début d'un kyste. L'amidon et l'huile sont répartis en des régions différentes. A, amidon ; H, huile ; N. noyau ; R, gros globule rouge.
Fig. 7. — Les chromospires sont orientées en spirène ; R. deux globules rouges.
Fig. 8. — Dans ce kyste, le noyau N a ses chromomères à l'état de sphérules ; aspect mûriforme ; phéoplastes filamenteux.
Fig. 9. — Kystes avec trois vacuoles visibles : aspect filamenteux du noyau N ; deux gros globules rouges.
Fig. 10. — Deux vacuoles V avec contenu granuleux en mouvement brownien ; corpuscules d'huile H mélangés à l'amidon ; deux sphères rouges R dont l'une plus petite.
Fig. 11. — Une localisation des granules d'amidon.

2° *Peridinium palatinum* Lauterb. Fig. 12-18.

Fig. 12. — Face dorsale, d'après M. LEFÈVRE, *loc. cit.*, p. 103.
Fig. 13. — Kyste âgé avec sa membrane divisée en épispore et endospore ; plusieurs vacuoles ordinaires ; noyau du type punctiforme à très nombreux petits chromomères ; huile abondante H ; globule rouge R fragmenté.
Fig. 14. — Début de kyste avec noyau en biscuit et tendance à une orientation des chromomères.
Fig. 15. — *Id.* avec deux noyaux dont les chromomères sont orientés en chaînettes ; assise de plastes corpuscules d'amidon.
Fig. 16. — Kyste avec vacuoles ; deux globules rouges ; noyaux à très fines chromospires ; A, amidon.
Fig. 17. — Kyste âgé avec épispore et endospore ; deux sphères rouges ; trois vacuoles visibles ; noyau avec aspect punctiforme ; parmi les nombreux corpuscules d'amidon, on aperçoit quelques liposomes formant deux îlots.
Fig. 18. — Kyste jeune avec amidon et huile ; 1 globule rouge ; noyau en forme de biscuit punctiforme.

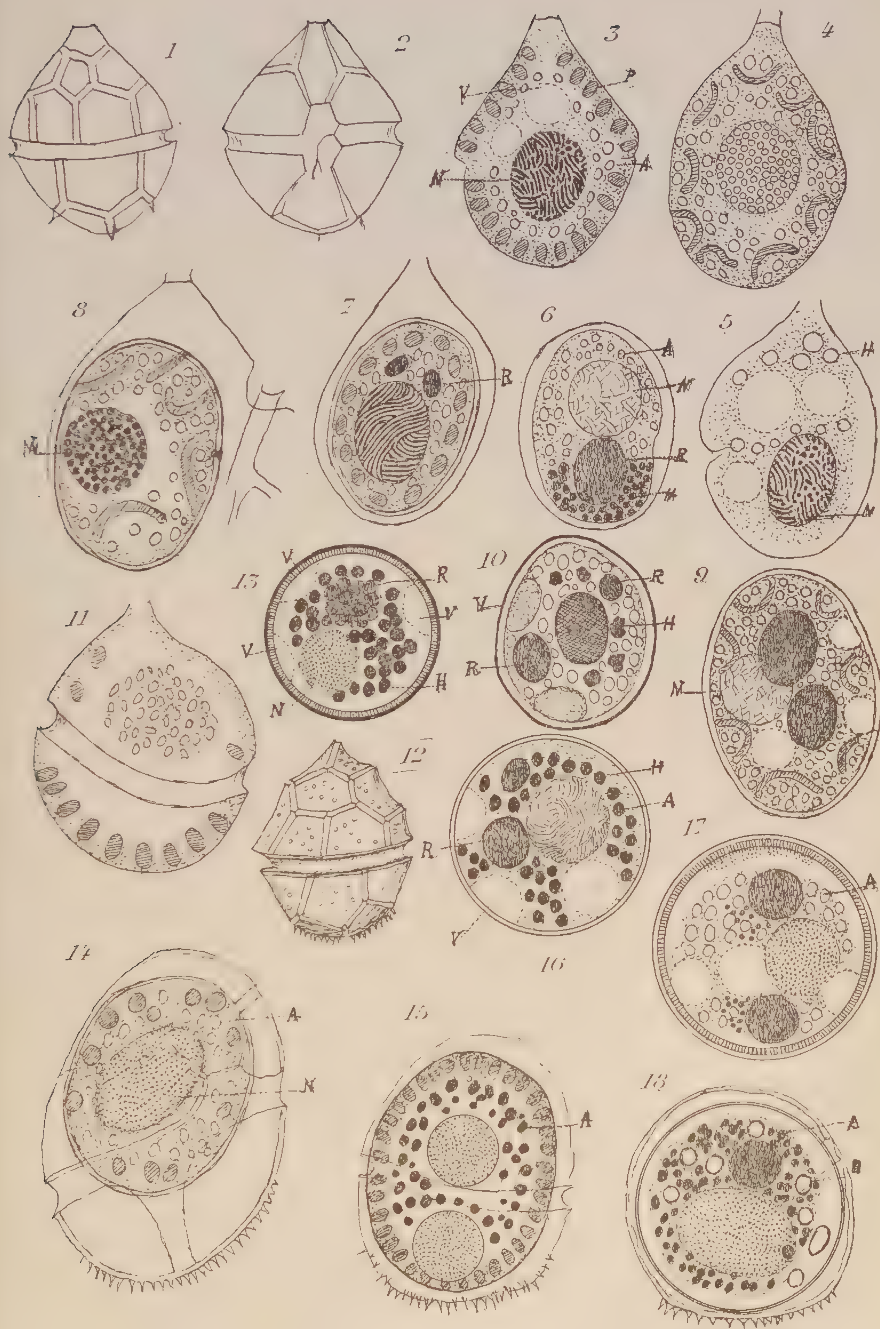

1
2
3
4
V
P
A
N
8
7
6
5
R
A
N
R
H
H
N
N
13
V
R
V
V
N
H
10
R
V
H
R
9
N
11
12
R
H
A
V
16
17
A
14
A
N
15
A
18
A
B

PLANCHE XVII

1° *Gymnodinium simplex* sp. nov. Fig. 1-8.

Fig. 1-2. — Deux aspects différents ; P, phéoplastes au nombre de cinq seulement.
Fig. 3. — Noyau central avec très fines chromospires ; un petit globule rouge R; quatre ou cinq phéoplastes.
Fig. 4. — Individu plus gros avec sept ou huit phéoplastes ; un globule rouge R et quelques liposomes L.
Fig. 5. — Noyau avec son spirème.
Fig. 6. — Individu de taille réduite.
Fig. 7. — Noyau avec ses chromomères ; aspect punctiforme.
Fig. 8. — Noyau en division ; aspect des chromospires.

2° *Glenodinium Segriense.*

Fig. 9-11. — Aspect ordinaire des individus avec leurs nombreux phéoplastes.
Fig. 12. — Phéoplastes moins nombreux et plus larges ; noyau avec ses chromospires ; vacuoles remplies de granulations en vive agitation ; quelques liposomes dispersés ; cinq globules rouges.
Fig. 13-14. — Deux jeunes kystes avec nombreuses vacuoles : le premier montre de nombreux liposomes ; quelques rares grains d'amidon ; trois globules rouges.
Fig. 15-18. — Quatre individus avec stigma S.
Fig. 19. — Noyau d'aspect mûriforme : phéoplastes P larges et peu nombreux.
Fig. 20. — Noyau avec chromospires. Très nombreux phéoplastes P.
Fig. 21-23. — Les individus renferment soit un, soit deux gros corpuscules, très différents des grains d'amidon, mais bleuissant légèrement par les solutions iodées.
Fig. 24. — Ce même corpuscule dans le *Gymnodinium simplex.*
Fig. 25-26. — Deux *Glenodinium* de taille très différente : en 26, une belle localisation d'amidon A dans l'épithèque.
Fig. 27-28. — Grains d'amidon sous l'assise des phéoplastes ; plusieurs globules rouges au centre ; quelques liposomes.
Fig. 29. — Kyste plus âgé ; phéoplastes repoussés de la paroi par l'apparition de très nombreuses sphérules (liposomes) ; quatre gros globules rouges ; noyau avec spirème.

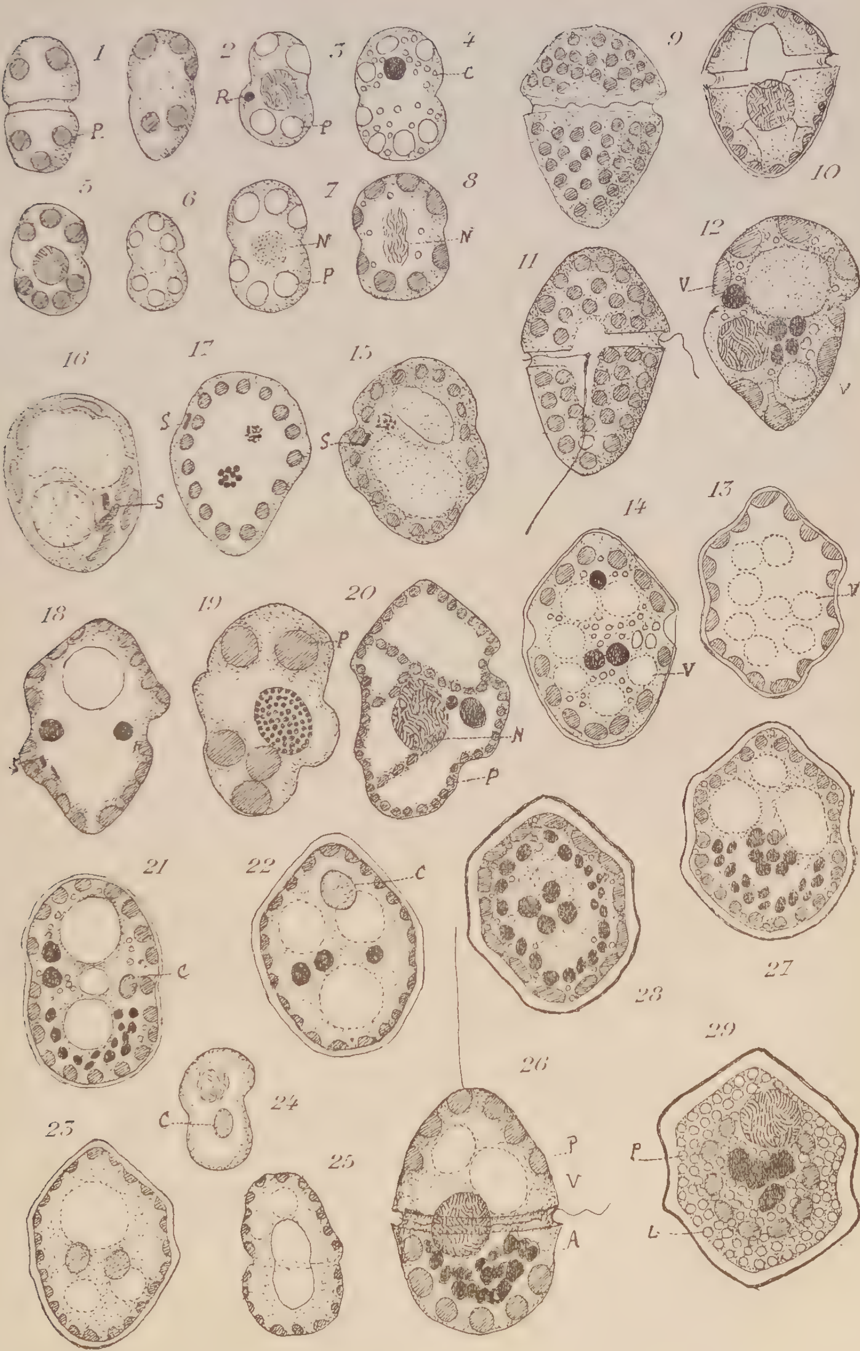

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
P
R
C
N
V
S
A
L

PLANCHE XVIII

1° *Glenodinium Segriense (suite).*

Fig. 1. — Tous les liposomes L sont colorés en bleu par de la chlorophylle adsorbée, à la suite d'un traitement rapide par l'alcool.
Fig. 23. — Modifications qui interviennent rapidement dans le nombre et la grosseur de ces éléments oléagineux.
Fig. 4. — Les liposomes L, tels qu'ils se présentaient avant l'adsorption de la chlorophylle.
Fig. 5-6. — L'apparition de l'huile dans les kystes ; action de l'acide osmique.
Fig. 7. — Globules noircis par l'acide osmique dans une zoospore.
Fig. 8. — Le noyau avec l'aspect mûriforme ; deux vacuoles V visibles.
Fig. 9. — Noyau et ses chromospires ; trois vacuoles ; amidon localisé.
Fig. 10-12. — Répartition différente de l'amidon ; en 11, l'huile s'est rassemblée vers la surface en un gros corpuscule H.
Fig. 13-16. — Stades de l'haplomitose.
Fig. 17. — Etat précédant l'enkystement ; plusieurs vacuoles ; grains d'amidon ; un globule rouge.

2° Le *Glenodinium divergens.*

Fig. 18-20. — La structure du noyau est du type glenodinien.
Fig. 21. — Individu vu de profil. Beau noyau avec ses chromospires.


1
L
P
R
2
3
4
L
5
H.
6
H
7
8
N
V
9
A
10
A
11
H
12
A
17
16
15
14
13
18
19
20
21

Nouvelles observations sur le *Vacuolaria virescens* Cienk.

par P. A. DANGEARD

Le *Vacuolaria virescens* Cienk, appartient à la famille des *Chloromadineae* Senn qui renferme un certain nombre de genres rangés par Senn dans le tableau suivant (1).

A. Deux flagellums.

a) Flagellums de longueur variable : l'un est plus long que le corps ; le second est très court : *Chloramoeba.*

b) Flagellums de longueur sensiblement égale et des chromatophores ; jamais de pseudopodes.

I. Formation ressemblant à des trichocystes dans la couche externe du cytoplasme : *Rhaphidomonas.*

II. Absence de ces formations : *Vacuolaria.*

β) Pseudopodes sur la face ventrale ; pas de chromatophores : *Thaumatomastix.*

B. Un flagellum.

a) Partie antérieure avec trichocystes : *Merotricha.*

b) Pas de trichocystes : *Coelomonas.*

Senn fait remarquer que les seuls genres bien caractérisés sont les *Vacuolaria*, *Chloramoeba*, *Raphidomonas* et *Thaumatomastix* ; le genre *Coelomonas* doit être réuni pro-

(1) Senn. Flagellata (Die Naturlichen Pflanzenf. v. Engler, 1900, p. 170-173).

bablement aux *Vacuolaria* et le genre *Merotricha* aux *Raphidomonas*.

Remarquons qu'à ce sujet les différents auteurs sont loin de s'entendre. Ainsi Butschli (1) admet le *Coelomonas grandis* Ehrbg, mais il réunit les genres *Merotricha*, *Raphidomonas* au genre *Goniostomum* Dies. (*Loc. cit.*, p. 48).

D'autre part, Klebs (2) admet comme synonymes de *Vacuolaria virescens* Cienk., le *Monas grandis* Ehrbg. et le *Coelomonas grandis* St.

Si l'on écarte de la famille des *Chloromonadineae* le genre *Chloramoeba* Bohlin rangé par Schenk et Pascher dans les algues *heterokontae*, il ne restera plus dans cette famille, après l'exclusion du genre *Thaumatomastix* de caractères trop douteux pour être conservés, que les deux genres *Vacuolaria* et *Raphidomonas*.

Du genre *Vacuolaria*, on n'a connu pendant longtemps que le *V. virescens* et le *V. flagellata* (*Trentonia* Stokes 1888) ; or, si l'on en croit un Mémoire récent de Bohuslav Fott (3) il faudrait maintenant distinguer une troisième espèce, le *Vacuolaria viridis* (Dangeard) Senn.

Nous avons bien, il est vrai, décrit en 1889, une espèce rencontrée dans le marais de Moult-Argences, près Caen, au mois de mars parmi les *Chara* : nous l'avions désignée sous le nom d'*Anisonema viridis* sp. nov. (4), en lui attribuant à tort au lieu de chromatophores une petite algue symbiotique.

Dans ses Flagellatenstudien II, Klebs fournit quelques détails sur le *Vacuolaria virescens*, *loc. cit.*, p. 392 ; ce savant fait remarquer que le second flagellum traîné à l'arrière est appliqué au contact du corps et se voit difficilement.

(1) Butschli, Protozoen in Bronn Klassen des Thierreichs. Bd. F, 1822, Pl. XLVIII.

(2) G. Klebs, *Flagellaten studien*, II, p. 392. Leipzig, 1892.

(3) Bohuslav Fott. Ueber inneren Bau von *Vacuolaria viridis* (Dangeard) Senn (*Archiv. f. Protistol.*, 84, 1935).

(4) P.-A. Dangeard, Mémoire sur les Algues (*Le Botaniste*, 1re série, 1889, p. 132, Pl. VI).

Nous reprenons cette étude du *Vacuolaria virescens*, en mai 1910, sur une récolte provenant des environs de Poitiers (1) ; nous remarquons ce fait intéressant que le cytoplasme, dans cette espèce, comprend ordinairement deux zones, l'une externe et achromatique et une seconde interne, doublant la première et très chromatique ; d'autres renseignements nouveaux, comme nous le verrons plus loin, concernaient soit les noyaux, soit le vacuome.

Les différents auteurs qui se sont occupés de la morphologie de cette espèce s'accordent à considérer le corps comme étant ovale, globuleux ou même pyriforme ; les deux longs flagelles sont insérés dans une sorte d'échancrure antérieure : l'un est dirigé en avant, le second est rabattu sur le corps et traîné à l'arrière. Nous avons noté, sous la forme sphérique des dimensions variant entre 35 et 50 µ et sous la forme allongée des dimensions de 45 µ de largeur sur 75 µ de longueur.

Métabolisme. Sous ce nom, nous désignons ici les modifications que peut subir la forme du corps, et qui font partie de mouvements amiboïdes plus ou moins prononcés.

Ce nom est aussi appliqué aux changements et aux échanges qui se produisent dans la cellule, sous l'influence de la nutrition et des fonctions vitales.

En réalité, il ne faut voir là qu'une question de degré, car il est évident que les déformations du corps en vue de son déplacement ne sont que le résultat du métabolisme général.

On connaissait, pour le *Vacuolaria virescens*, cette propriété du corps de changer d'aspect, lorsque les conditions de vie deviennent défavorables. Klebs s'exprime à ce sujet de la façon suivante sans préciser davantage (2) : Der Korper nimmt verschiedene Formen an, ist im Ganzen aber mehr odev weniger langgestreck eiformig ; er verhält sich

(1) P.-A. Dangeard, Etudes sur le développement et la structure des organismes inférieurs, avec 33 Pl. (*Le Botaniste*, 11e série, p. 184).

(2) *Flagellatenstudien*, p. 392.

wie eine weiche plastiche Masse, was namentlich dann hervortritt, wen ungünstige Einfluss einwirken, z. B. Berühhrung mit Farbstofflosoungen, wobei momentan sehr lebhafte amoboïde Bewegungen des Korpers erfolgen ».

Nos observations permettent de se faire une idée beaucoup plus complète du métabolisme chez ce *Vacuolaria* ; elles ont été réalisées le 28 juin 1938 à l'aide d'une culture datant de huit jours : les échantillons étudiés ont été prélevés en surface, sur les bords d'une cuvette en porcelaine où les individus se trouvaient englobés dans une sorte de mucus léger.

Notre attention se porte d'abord, vers 5 h. de l'après-midi sur un individu ressemblant à une grosse amibe en voie de bipartition ; dans chaque moitié, on apercevait une vacuole contractile de 10 μ de diamètre ; mais l'une des moitiés seule renfermait un noyau dont la structure était d'ailleurs normale, avec ses chromomères très nets ; plastes et liposomes avaient leur apparence habituelle avec absence totale de flagelles.

Assez rapidement, le corps se ramasse, devient pyriforme en conservant sa partie élargie, échancrée en plusieurs lobes ou gros pseudopodes.

Puis, le contour général du corps s'arrondit et l'un des lobes s'étire en un filament qui devient très mince et atteint une longueur de 40 μ ; il s'agit *incontestablement de la formation d'un flagelle aux dépens d'un pseudopode* ; les plastes, à ce moment, sont groupés en une assise ou deux, à quelque distance de la surface.

A ce moment, notre attention est sollicitée par un second individu dont l'aspect bizarre nous intrigue : il est 5 h. 25.

Ce second individu a la forme d'un gros cordon cylindrique recourbé en U, d'un diamètre moyen de 20 μ : vers l'une des extrémités, se trouve un noyau ordinaire et les plastes sont distribués dans toute la longueur du cordon.

A 5 h. 30, l'une des moitiés du cordon, celle où se voit le noyau tend à s'arrondir en une grosse ampoule alors que

l'autre extrémité constitue une sorte de long col, un peu rétréci à sa base.

A 5 h. 35, on constate que l'extrémité en question, affecte maintenant la forme d'une sphère qui n'est plus reliée à la grosse ampoule que par un pont qui s'amincit en long filament ; dans la sphère en question, on ne compte qu'une demi-douzaine de plastes, accompagnés de deux ou trois liposomes et de quelques fines granulations d'origine douteuse.

Deux minutes après, à 5 h. 37, la rupture du pont est réalisée et le bourgeon est abandonné dans le milieu, alors que le corps tend à prendre la forme normale ; dans celui-ci, le noyau a conservé sa structure ordinaire ; ses nombreux plastes sont sans changement, mélangés avec de petits liposomes : quelques fines et rares granulations sont en mouvement brownien.

C'est à 5 h. 47 que nous apercevons une grosse vacuole en extension ; elle se contracte brusquement et nous comptons 90 secondes jusqu'à la formation d'une nouvelle ; puis une seconde vacuole apparaît à côté, grossit et disparaît brusquement à son tour ; le vacuome a repris son rythme normal.

Notre attention se reporte à 5 h. 55 sur le bourgeon abandonné : il est en pleine dégénérescence ; il contient deux grandes lacunes aquifères, contenant chacune deux ou trois petites granulations : sous l'influence de l'entrée de l'eau, son diamètre a augmenté sensiblement et il finit par éclater abandonnant dans le milieu extérieur son contenu.

Quant à l'autre partie où le vacuome est redevenu fonctionnel, nous considérons que sa vitalité n'a pas eu trop à souffrir de l'expulsion du bourgeon ; maintenant que le corps a repris sa forme habituelle, le développement va pouvoir continuer, si le milieu se montre favorable.

Nous avons, sur un autre individu, assisté également à l'abandon d'un gros bourgeon, qui, après une augmentation notable de volume, allant de 22 μ à 30 μ, s'est également

dissocié, alors que le corps de l'individu reprenait son aspect ordinaire et ses fonctions.

Il est assez vraisemblable que ce comportement doit tenir à une question de perméabilité du périplasme : si celui-ci pour une cause ou pour une autre, laisse pénétrer l'eau en trop grande abondance dans le cytoplasme, il y a rupture d'équilibre et cet équilibre ne peut être rétabli que par abandon d'une partie plus ou moins importante du corps ; après ce départ, les micelles du périplaste se resserrent naturellement limitant ainsi la pénétration de l'eau et le *Vacuolaria* peut alors reprendre sa vie active et son développement.

Quoi qu'il en soit, il est certain qu'une trop forte pénétration d'eau dans la cellule amène sa dégénérescence, si elle ne trouve pas moyen de se débarrasser de cette eau en excès.

Nous avons vu deux cas typiques d'une semblable dégénérescence. Dans le premier, il s'agissait d'une grosse sphère d'un diamètre de 80 μ, montrant en son centre un noyau de 26 μ de diamètre : celui-ci avait ses chronomères dissociés et plus ou moins éloignés les uns des autres ; il montrait non loin du centre une lacune d'aspect vacuolaire et le nucléole renfermait également une vacuole. Le cytoplasme avait perdu de sa cohésion, ce qui se manifestait par la présence de *fins corpuscules en mouvement brownien*, alors que plastes et liposomes étaient sans changements notables.

Dans le second exemple où le diamètre de la sphère était de 70 μ, la membrane nucléaire présentait un double contour très net : les chronomères dissociés commencent à trémuler d'abord lentement, puis assez vivement ; leur diamètre est de 1,2 μ et ils sont tous semblables. Le cytoplasme ne présentait d'autres différences avec le premier type de dégénérescence, que la présence de deux grosses vacuoles qui avaient perdu la propriété de se contracter.

Nous retiendrons plus spécialement de ces deux exemples de dégénérescence cellulaire qu'elle est accompagnée non seulement par un accroissement considérable du volume des individus, mais aussi par une augmentation énorme du

diamètre du noyau qui peut atteindre 27 μ, alors qu'il n'est guère que de 10 à 15 μ dans les individus normaux. Les chromomères participent à cette augmentation de volume, ce qui permet de les distinguer avec une grande netteté, d'autant plus qu'au lieu d'être serrés les uns contre les autres au contact, ils sont devenus libres.

Le fait que, dans cette observation, les chromomères se sont montrés nettement indépendants les uns des autres est à retenir, car, pour tous les cas d'*haplomitose*, il est souvent difficile de dire si les chromomères du noyau à l'état de repos, sont associés ou non.

Nous allons maintenant passer à l'étude des principales formations cellulaires, telles que nous les comprenons.

1. Le *nucléome*. — Le *Vacuolaria virescens* ne possède comme la plupart des Flagellés et des algues inférieures qu'un seul noyau, mais celui-ci est d'une grosseur inusitée : son diamètre ne descend guère au-dessous de 10 μ, alors que nous en avons rencontré qui avaient 20 μ de largeur sur une longueur de 35 μ ; il est vrai que ces derniers représentaient sans doute un stade voisin de la bipartition : les dimensions habituelles sont de 12 à 20 μ.

Dans notre travail de 1910, nous constations que « le nucléoplasme qui constitue la masse du noyau est très dense et se colore fortement par l'hématoxyline et le picro-carmin ; sa structure se présente le plus souvent comme homogène ; toutefois, nous avons aperçu chez certains individus une structure finement granuleuse. Nous ignorons, disions-nous, s'il faut voir dans ces différences une action des réactifs ou le résultat d'une structure variable avec les circonstances. Lorsque le nucléoplasme est granuleux, le noyau des *Vacuolaria* offre une grande ressemblance avec le macronucleus des Infusoires ciliés. Il s'en rapproche encore davantage, lorsqu'il présente en son milieu des corpuscules nucléolaires : ceux-ci sont souvent au nombre de deux : leur forme est sphérique ». (*Loc. cit.*, p. 189).

Nous avions raison d'être prudent : l'apparence homogène du noyau est un *artefact due à l'action du fixateur* ; la structure granuleuse est la seule dont on ait à tenir compte ; elle rappelle effectivement la structure du macronucleus des Infusoires ciliés ; mais les granules sont en réalité de petites sphères tassées les unes contre les autres au contact sans substance visible intermédiaire ; comme chez les Péridiniens, elles ont la signification de véritables *chromomères.* Cette structure est caractéristique de tous les noyaux, comme on peut s'en assurer en utilisant les fixations aux vapeurs d'acide osmique.

La comparaison de ces noyaux avec ceux des Péridiniens devient encore plus frappante, lorsqu'on examine les nucléoles ; parfois, il n'existe qu'un nucléole central, mais assez souvent, il en existe deux ou trois ; quelques rares noyaux, d'un diamètre de 16 à 20 µ en ont montré jusqu'à cinq de taille inégale.

On sait que dans le cas d'un unique nucléole central, celui-ci au moment de l'haplomitose, forme un axe qui s'allonge entraînant avec lui à ses extrémités l'ensemble des chromomères et des chromospires : c'est ce qui a lieu d'une façon générale chez les Eugléniens et aussi chez les Péridiniens ; mais dans ce dernier groupe, quelques espèces possèdent un noyau à plusieurs nucléoles : le rôle dynamique de ceux-ci devient moins apparent ; ils se trouvent répartis aux deux noyaux frères sans étirement préalable ; c'est ce qui paraît se produire aussi chez le *Vacuolaria virescens.* A la vérité, lorsqu'il n'existe qu'un seul nucléole central, celui-ci se divise et chaque moitié se rend dans chaque nouveau noyau.

On peut se demander, comme nous l'avons fait à propos des Péridiniens, si dans le noyau quiescent, les chromomères sont indépendants les uns des autres ou s'ils continuent à ce stade de repos d'être associés, comme au cours de l'haplomitose, en spirème, chaînettes ou chromospires.

La réponse à cette question est facilitée par l'étude de

noyaux observés dans des individus en voie de dégénérescence où les chromères du noyau se montrent isolés et complètement indépendants. Sans doute, on peut envisager l'hypothèse qu'il s'est produit une dissociation des éléments du spirème, mais alors on est obligé d'admettre que l'adhérence des sphérules entre elles était très faible ; il nous paraît plus vraisemblable de penser que pour cette espèce tout au moins, les chromomères ne sont pas unis entre eux dans le noyau quiescent.

L'orientation des sphérules en chaînettes ne commence à s'apercevoir qu'au début de la division nucléaire et elle est loin de présenter la même netteté que chez les Péridiniens ; elle est cependant réelle ; les chaînettes de chromomères sont d'une grande finesse et entremêlées en réseau irrégulier.

On sait que le *Vacuolaria* se multiplie au moins le plus souvent à l'état de repos ; la division du corps est précédée de changements qui se produisent dans la structure du noyau. Ces modifications sont difficiles à suivre : avant même que le contour du noyau se soit allongé en un gros cylindre légèrement renflé aux deux extrémités, nous y avons constaté la présence de fibrilles chromatiques parallèles en certains points comme s'il s'agissait d'un spirème, avec fusion des chromomères rappelant ce que l'on connaît dans l'haplomitose filiforme de certains Péridiniens. Il est impossible de dire si à ce moment le spirème est plus ou moins continu ou fragmenté en segments distincts ou *chromospires*. Cette dernière hypothèse est la plus vraisemblable et nous ne serions pas surpris qu'une division longitudinale des chromospires se produisit à ce moment.

Quoi qu'il en soit, au stade suivant, le noyau s'est allongé en un gros cordon cylindre qui va ultérieurement se renfler aux deux extrémités : tout d'abord, les chromospires qui sont devenues d'apparence plus fines que précédemment sont disposées parallèlement à l'axe longitudinal et par suite à l'axe nucléolaire quand il existe.

Au moment de la rupture du pont qui sépare les deux moitiés du cylindre, les chromospires qui reprennent pour un instant l'aspect de chaînettes, s'entremêlent ; puis chaque nouveau noyau montre l'aspect du noyau à l'état quiescent, avec un ou plusieurs nucléoles et une structure granuleuse due à la présence des chromomères.

La séparation des deux noyaux-frères est déjà effectuée alors que la cellule de *Vacuolaria* ne montre encore aucune trace de bipartition.

Cette bipartition s'effectue de la manière suivante : le corps prend la forme de deux hémisphères qui restent réunies un certain temps avant de se séparer ; les deux noyaux très vite, semble-t-il, après la division, se sont éloignés l'un de l'autre et ont gagné le centre de chaque hémisphère ; l'échancrure médiane, située à l'équateur, va se creuser jusqu'à la séparation complète des deux nouveaux individus ; le plan de séparation montre des corpuscules arrondis dont la substance est peut-être utilisée pour la constitution du périplaste.

La polarité chez les nouveaux individus n'est indiquée par aucun caractère visible : on ne peut la situer que dans l'hypothèse d'une division longitudinale analogue à celle qui existe chez les Flagellés et chez beaucoup d'algues inférieures. C'est ce même caractère qui doit être envisagé, faute de mieux, lors de la division nucléaire : le sens de cette dernière correspond vraisemblablement à ce qu'exige la bipartition longitudinale du corps.

Peut-être arrivera-t-on à une certitude, lorsqu'on observera de près le passage de ces *Vacuolaria* au stade d'activité.

En résumé le noyau du *Vacuolaria virescens* a un mode de division qui passerait facilement pour un mode de division directe d'un caractère banal. Et cependant, nous avons réussi à le faire rentrer dans le type de l'*haplomitose* que l'on connaît maintenant chez les Eugléniens et les Péridiniens. On y trouve, en effet, ainsi que nous venons de le montrer,

des chromomères distincts ou associés en chaînettes ou chromospires, qui s'orientent parallèlement à l'axe nucléaire cylindrique et subissent une division transversale, sans préjudice d'une division longitudinale qui reste problématique. Et enfin le retour à la structure du noyau quiescent avec chromomères indépendants.

La membrane nucléaire, dans les conditions normales, est une simple pellicule de revêtement, qui ne montre un double contour que dans des conditions d'ordre pathologique, ainsi que nous l'avons constaté en parlant du métabolisme chez cette espèce.

On ne saurait parler ici de nucléoplasme ; ce terme qui est d'usage commode, en beaucoup de cas, dans la description des noyaux à l'état de repos, ne saurait être employé dans un type nucléaire ne comprenant que des chromomères, sans substance intermédiaire perceptible. Quand ces chromomères, au cours de la division, ou à la suite de changements survenus dans le milieu de culture, s'écartent légèrement les uns des autres, on ne saurait guère parler d'une sorte de substance vivante comparable au cytoplasme, mais plutôt d'un apport d'eau, provenant de ce dernier et ayant traversé la pellicule nucléaire.

Il faut bien convenir que la question des échanges entre le noyau et le protoplasme dans la cellule est loin d'être élucidée, celle non seulement des échanges d'ordre nutritif mais aussi d'ordre spécifique.

Le type nucléaire de l'*haplomitose* semble plus favorable qu'aucun autre à l'étude du rôle des gènes dans la formation des espèces et leur évolution ; mais par une sorte d'anomalie curieuse, la simplicité que l'on y constate et l'uniformité que l'on y rencontre, obscurcissent encore le problème au lieu de l'expliquer ou tout au moins d'y apporter pour l'instant quelque lumière.

Et n'est-ce pas là une des raisons qui ont conduit d'excellents cytologistes à décrire dans la division du noyau

des Eugléniens et des Péridiniens, un comportement invraisemblable et surtout inexact des chromosomes ?

Nous ne voulons retenir ici sur ce point que le récent travail de R. P. HALL (1) sur une *Euglena gracilis*, où il parle d'une mitose ordinaire pour le noyau de cette espèce. S'il avait pris connaissance de notre mémoire déjà ancien sur les Eugléniens, il aurait pu se rendre compte qu'il s'engageait dans une voie fausse : aucune Euglène et même aucun Euglénien ne possède de noyau semblable à celui qu'il décrit avec une imagination constructive qui ne tient pas assez compte des faits réels.

Nous ne serons pas aussi affirmatif pour BOHUSLAV FOTT, lequel décrit chez le *Vacuolaria viridis* (Dangeard) Senn un type de mitose avec plaque équatoriale portant sur 30 chromosomes.

La raison principale en est que ce savant établit deux espèces distinctes dans le genre *Vacuolaria* dont l'une est le *V. viridis* alors que la seconde serait le *V. virescens*.

Afin d'éviter tout jugement prématuré, il sera nécessaire d'éclaircir la question du *Vacuolaria viridis* ; c'est à quoi tendront nos recherches ultérieures, en partant du point de vue suivant.

Nous avons rencontré autrefois, dans le lavoir proche de notre maison d'habitation de Ségrie (Sarthe), un organisme vert qui pourrait être voisin du *Vacuolaria viridis*.

La description qui en a été faite à l'époque, quoiqu'incomplète, mérite cependant d'être rappelée ici.

Cet organisme, sous la forme sphérique, avait un diamètre moyen de 20 à 30 μ ; sous l'aspect pyriforme, la longueur atteignait 25 μ sur 15 μ de largeur environ. C'est sous cette dernière forme que l'avant du corps se prolongeait parfois en une pointe effilée provenant du retrait d'un flagelle, le seul qui fût visible ; lorsque le flagelle se montre

(1) R. P. HALL, A note on Behavior of the chromosomes in *Euglena* (*Trans. of the American Microscopical Society*, vol. LVI, n° 3, July 1937).

dans sa longueur, le mouvement de progression du corps se fait en avant et il est plus ou moins rapide ; s'il est réduit à un court prolongement, le corps tourne sur lui-même. Le second flagelle n'a pas été vu, mais il ne faut pas s'en étonner, d'après ce que l'on sait des *Chloromonadineae* en général.

Les chromatophores verts ne forment ordinairement qu'une seule assise sous le périplasme. Ce qui nous a frappé particulièrement c'est l'existence de *deux* et parfois de *trois* stigmas situés chacun à la surface d'un chromatophore, sans orientation définie par rapport à un axe de l'organisme.

L'iodure de potassium n'indiquait aucune trace d'amidon, alors que l'acide osmique colorait en brun quelques liposomes.

Ajoutons que si le mucus paraissait manquer, nous pouvions noter parfois la présence d'une vacuole contractile.

Cette espèce, lorsqu'elle sera mieux connue, deviendra peut-être le type d'un genre nouveau : on peut, jusqu'à nouvel ordre, la distinguer sous le nom de *Vacuolaria ocellata* sp. nov.

Nous avons vu, dans le court historique relatif à la famille des *Chloromonadineae* que Klebs fait rentrer le genre *Coelomonas* de Stein dans le genre *Vacuolaria* et que Senn considère cette synonymie comme probable.

Or, cette famille des *Chloromonadineae* est vraiment déconcertante du point de vue morphologique et systématique : la différence de taille qui existe entre individus d'une même récolte apporte un nouveau trouble dans la détermination.

C'est à ces divers titres qu'il nous paraît intéressant de signaler l'observation suivante. Dans une préparation où le *Vacuolaria virescens* était représenté par de nombreux individus, il s'en est trouvé un qui avait tout à fait l'aspect du *Coelomonas grandis* ; le corps était ovale-cylindrique d'une longueur de 65 µ sur une largeur de 20 µ : le flagelle qui pa-

raissait *unique* était droit et inséré à l'avant au fond d'une très légère encoche : l'avance du corps était rapide ; sous le périplaste assez consistant se trouvait une assise de petits chromatophores verts de 2,5 μ de diamètre. Si au lieu d'un individu unique, la culture en avait renfermé un grand nombre, nous aurions incliné en faveur de l'autonomie du genre *Coelomonas* ; mais dans le cas présent, nous restons perplexe.

2. Le *plastidome*. — Le plastidome du *Vacuolaria virescens*, ainsi que nous l'avons constaté dans un travail précédent n'offre aucune particularité notable : les chloroplastes d'un diamètre de 2 à 3 μ sont en forme de disques, de corpuscules arrondis ou allongés en courts bâtonnets ; ils sont en nombre très variable, ou bien disposés en assise unique à faible distance de la surface ou bien nombreux, rapprochés les uns des autres, s'étendant jusqu'au cytoplasme chromatophile et si celui-ci manque, jusqu'au noyau : leur structure est homogène et peu sensible aux colorants.

L'absence d'amidon n'implique pas l'inexistence de la fonction chlorophyllienne ; avec un si grand nombre de chloroplastes imprégnés de chlorophylle, cette absence d'amidon ne peut s'expliquer, ainsi que nous l'avons déjà fait remarquer, qu'en considérant la quantité de substance carbonée nécessaire à la production du mucus gélatineux, si abondant dans cette espèce.

On pourra porter sans doute utilement les recherches sur ce sujet, en essayant de déterminer quelle est dans la solution de chlorophylle de cet organisme la proportion des chlorophyllines α et β par rapport à la xanthophylle et à la carotine. Ces investigations, s'étendant à l'*Oxyrrhis marina* et aux Hétérokontées, ne seraient sans doute pas sans intérêt.

3. Le *vacuome*. — Le vacuome, dans cette espèce, semble être réduit au système des vacuoles contractiles, lequel a été compris de façon assez différente par les auteurs qui ont

eu l'occasion de s'en occuper depuis Cienkowski ; la différence, dans les descriptions de ces savants, est due pour une bonne part aux modifications dans le fonctionnement de ces vacuoles selon les individus et l'état dans lequel ils se trouvent.

La vacuole contractile principale qui, arrivée à son extension maximum, mesure jusqu'à 10 μ, subit une contraction plus ou moins rapide jusqu'à disparition complète ; elle est remplacée par une autre vacuole qui apparaît à un moment quelconque pendant la disparition de la première : elle provient, d'après Cienkowski et Klebs, de la fusion de plusieurs petites ; ayant atteint son volume normal en une trentaine de secondes, elle reste en cet état pendant une minute environ ou même deux minutes avant d'entrer en systole. Klebs a vu que avant la fin de la contraction, la nouvelle vacuole peut fusionner avec elle : ce savant a noté également que pendant la systole, la membrane de la vacuole laisse apercevoir un plissement, sans qu'il se produise une véritable déchirure (1).

Nous avons constaté que la vacuole contractile avait parfois au début la forme d'une fente perpendiculaire à l'axe du corps avant de prendre l'aspect sphérique.

Lorsque les individus sont en mouvement, il est facile de constater que la vacuole contractile est située à l'avant du corps ; c'est à ce moment que nous avons cru apercevoir un fin canal destiné à l'évacuation de son contenu.

Mais chez les individus au repos, englobés dans une couche plus ou moins épaisse de mucus gélatineux, il serait impossible, en l'absence du point d'insertion des flagelles, de fixer la position des vacuoles contractiles par rapport à l'axe du corps, si cette position n'avait pas été reconnue au préalable sur les individus mobiles.

Il semble que la grosse vacuole contractile se trouve toujours peu éloignée de la surface du corps, malgré certains

(1) Klebs, Flagellastenstudien .. (*Zeitsch. f. wissensch. Zoologie.* Bd. LV, p. 393, 1892).

aspects qui pourraient en faire douter, car, vu sa grosseur, elle arrive parfois jusqu'au contact du noyau.

L'activité de la vacuole contractile m'a paru très variable ; ainsi, nous avons compté une fois de 40 à 50 secondes pour une pulsation complète, alors qu'il en faut parfois le double.

Dans notre travail de 1910, nous avions fait allusion à l'existence de vacuoles ordinaires, sans insister aucunement d'ailleurs.

Aujourd'hui, grâce à la méthode des colorants vitaux, nous avons la conviction que la cellule des *Vacuolaria* est dépourvue de vacuoles ordinaires et ne possède qu'un *système mucifère* très développé ; jamais, en effet, nous n'avons réussi à colorer au bleu de crésyl ou au rouge neutre un élément qui puisse rappeler une vacuole ordinaire : il est vrai que les vacuoles contractiles ne se colorent pas davantage.

Dans notre travail de 1910 sur cette espèce, le système mucifère du *Vacuolaria virescens* avait déjà attiré fortement notre attention, ainsi qu'en témoigne le passage suivant :

« Sous le périplaste, on remarque d'une façon à peu près constante de petits éléments globuleux ou aplatis, plus ou moins rapprochés ; avec l'hématoxyline, ils prennent une coloration gris fer. Comme la membrane est fort mince, il semble parfois que ces globules sont superficiels ; mais on finit toujours par reconnaître avec un peu d'attention qu'ils sont situés sous la membrane.

« Ces formations nous paraissent assez répandues chez les Flagellées et les êtres qui en dérivent.

« On pourrait, en effet, les rapprocher des granulations qui existent sous la membrane de certaines espèces d'Euglènes, par exemple chez l'*Euglena granulata* (1). »

Il résulte de cette citation qu'en 1910, nous établissions une corrélation étroite entre ces éléments situés sous le péri-

(1) P.-A. Dangeard. Etudes sur le développement et la structure des organismes inférieurs (*Le Botaniste*, 11e série, 1910, p. 185).

plaste des *Vacuolaria* et dont on ignorait jusqu'ici l'existence, et des éléments identiques d'aspect et de propriétés qui existent chez les Eugléniens et dont nous avions donné dès 1902 la description suivante pour l'*Euglena granulata* (1) :

« Sous la membrane qui est fortement striée en spirale, on trouve de nombreuses granulations disposées régulièrement ; elles se colorent par de l'hématoxyline en lie de vin ou en noir : elles sont situées en contact immédiat avec la membrane ; ces corpuscules sont probablement en rapport avec la sécrétion du mucus comme chez l'*Euglena velata*, mais avec des différences de forme très caractéristiques, puisque dans cette dernière espèce, les éléments colorables sous-cuticulaires ont l'aspect de bâtonnets. »

Ainsi donc, dès 1902, nous indiquions que ces éléments sous-cuticulaires sont en rapport avec la sécrétion du mucus chez les Eugléniens et en 1910, nous les rapprochions de ceux dont nous constations la présence sous la cuticule des *Vacuolaria*.

La confirmation de ces idées allait être donnée dans le mémoire actuel par l'emploi des colorations vitales.

Lorsqu'on fait agir le bleu de crésyl sur les individus en mouvement ou sur les individus passés à l'état de repos et entourés d'une couche plus ou moins épaisse de mucus, on constate la présence sous le périplaste de corpuscules rouges et rouge violet d'un diamètre de 1,5 μ en moyenne ; ces sphérules sont nombreuses et plus ou moins rapprochées les unes des autres selon les individus ; elles sont disposées au voisinage immédiat du périplaste qui est lui-même devenu rouge sous l'action du colorant vital.

On pourrait croire que ces corpuscules mucifères ont toujours une position fixe sous la membrane ; cette idée est d'autant plus naturelle qu'ils sont en général immobiles : aussi n'est-il pas sans intérêt de rapporter un cas où ces

(1) P.-A. Dangeard, Recherches sur les Eugléniens (*Le Botaniste*, 8e série, 1902, p. 173).

chromies, colorées en rouge orange par le rouge neutre, montraient un mouvement lent de circulation qui ne pouvait être confondu avec un mouvement brownien. Le déplacement des chromies d'un point à un autre attirait d'autant plus l'attention que les chloroplastes situés légèrement au-dessous restaient complètement immobiles, ainsi d'ailleurs que les petits liposomes, assez peu nombreux, du cytoplasme.

La signification de ces corpuscules sensibles aux colorants vitaux étant l'objet de controverses, là où ils ont été signalés, chaque détail d'apparence insignifiant peut avoir son importance. C'est ainsi que nous avons vu, dans quelques individus dont la grande vacuole fonctionnait régulièrement, des sphérules rouges très fines colorées au bleu de crésyl qui étaient agitées d'un *mouvement brownien*.

On a donc pour ces corpuscules mucifères du *Vacuolaria* trois états possibles : *immobilité absolue*, ce qui est le cas habituel pour les éléments qui atteignent 1,5 μ à 1,6 μ ; pour ceux qui sont plus petits, il peut se produire, ou bien des *déplacements réels*, mais peu étendus dans le cytoplasme, ou bien de simples *mouvements browniens*.

Il est bon de noter que si le bleu de crésyl donne ordinairement une coloration rouge ou légèrement violacée aux granules, il se produit d'assez nombreuses exceptions. Ainsi, parfois tous ces éléments prennent une couleur bleue qui indique une réaction neutre ou acide. Exceptionnellement, avec le bleu de crésyl, on trouve dans un même individu un *mélange* de granules de teinte orangée et de granules de teinte nettement bleue ; certains observateurs pourraient être enclins à voir dans cette différence de coloration une preuve de l'existence de deux sortes d'éléments, en quoi ils auraient tort.

Les colorants vitaux, employés pour la première fois chez le *Vacuolaria virescens*, laissent incolore le système des vacuoles contractiles et ne montrent aucune trace de vacuoles ordinaires dans le cytoplasme.

Le rôle du système mucifère est de fournir le mucus qui filtre au dehors du périplaste ainsi que nous le constations en 1910, dans les termes suivants, avant même d'avoir utilisé l'action des colorants vitaux :

« Que l'on veuille bien se reporter à la description du mode de formation du mucus chez l'*Euglena velata*, telle qu'elle a été donnée par Klebs et par nous, et on arrivera à la conviction que les éléments chromatophiles du périplaste chez les Chloromonadiens sont semblables à ceux des Eugléniens et qu'ils ont un rôle identique dans la formation du mucus. La différence entre ceux des *Vacuolaria* et ceux des *Raphidomonas* rappelle exactement la différence constatée à cet égard entre l'*Euglena velata* et l'*Euglena granulata*. » *Loc. cit.*, p. 186.

Il ne faudrait pas croire cependant d'après cela que toute difficulté sur l'origine du mucus chez les *Vacuolaria* et chez les autres organismes qui possèdent un système mucifère, ait disparu.

On s'explique mal comment le mucus qui est parfois si abondant autour des individus au repos, peut traverser le périplaste, alors qu'on n'aperçoit aucun pore de sortie ; cette difficulté n'est pas spéciale aux *Vacuolaria* : on la rencontre également pour beaucoup d'organismes, en particulier pour ceux qui forment des colonies palmelloïdes.

Toutefois, en ce qui concerne le *Vacuolaria virescens*, des observations faites avec le rouge de ruthénium nous mettent sur la voie d'une explication des plus plausibles.

Ce réactif, en effet, a coloré d'un beau rouge vif ou rouge violet à la fois le système mucifère et le périplasme avec les corpuscules rouges ou chromies très rapprochés et semblant se confondre par endroits avec le périplasme lui-même.

D'autre part, le rouge neutre nous a fourni des résultats encore plus complets en colorant en rouge orange, non seulement les chromies et le périplasme, mais également la couronne de mucus qui entourait la cellule de *Vacuolaria*, large de 15 μ. Cette couronne n'était pas homogène, mais

présentait des stries concentriques très rapprochées.

De ces constatations, on pourrait en induire que le mucus des chromies ne traverse pas le périplasme par de fins canalicules, que ce périplasme provient directement des chromies venues au contact, que ce périplasme se renouvelle constamment en ajoutant de nouvelles couches concentriques à celles qui existent déjà.

Quoi qu'il en soit, le comportement du système mucifère tout entier à l'égard du rouge neutre et du rouge de ruthénium montre que dans son ensemble, il est formé de substances pectiques.

En ce qui concerne les raisons qui nous font ranger le système mucifère dans le vacuome, nous en avons déjà donné l'explication ailleurs (1) et nous y reviendrons ailleurs très prochainement.

4. L'*Ergastome*. — Les liposomes qui constituent cette formation varient considérablement en nombre et en grosseur selon les individus examinés ; ainsi, les plus petits n'ont guère que 1,2 μ, alors que les plus gros atteignent jusqu'à 8 à 10 μ de diamètre.

Assez souvent la grosseur est la même pour tous dans un individu donné, mais le fait est loin d'être constant et il n'est pas rare que dans une cellule petits liposomes et gros globules d'huile soient mélangés en proportions variables ; parfois, sur le vivant même, la surface des plus gros est déformée et devient irrégulière.

Les liposomes sont intercalés aux chloroplastes, si ces derniers sont eux-mêmes dispersés dans la cellule ; dans le cas où ces plastes ne forment qu'une seule assise située à une faible distance de la surface, les liposomes sont placés nettement au-dessous.

Il ne paraît pas douteux que la formation des gros lipo-

(1) P.-A. Dangeard, Mémoire sur la famille des Péridiniens (*Le Botaniste*, série XXIX, fasc. I-IV, p. 147-151).

somes résulte d'une fusion de plusieurs, mais l'observation directe de cette fusion offre de grosses difficultés.

En l'absence d'amidon, les globules oléagineux qui sont incolores se distinguent nettement des chloroplastes colorés en vert : il suffit d'ailleurs d'utiliser l'acide osmique, même à l'état de vapeur, pour les colorer en noir.

PLANCHE XIX

Fig. 1-3. — *Vacuolaria* (*Anisonema viridis*). Figures empruntées à notre Mémoire sur les Algues de 1889 (*Le Botaniste*, 1re série, p. 127).

Fig. 4-6. — *Vacuolaria ocellata.* Trois individus avec un flagelle dont le cytoplasme rentre dans le corps ; le second flagelle, s'il existe, n'est pas visible ; une vacuole contractile V à l'avant.

Fig. 7-9. — Trois cellules avec un ou deux ou trois stigmas appliqués à la surface d'un chloroplaste.

Fig. 10. — Le stigma ici n'est pas visible.

Fig. 11. — *Vacuolaria virescens* Cienk. Individu à forme cylindrique avec un seul flagelle visible ; chloroplastes P disposés en surface ; extérieurement assise mucifère ; V. vacuole contractile.

Fig. 12. — Individu à contour elliptique : M, appareil mucifère ; P, chloroplastes ; L, liposomes ; noyau avec ses chromomères et son nucléole central.

Fig. 13-16. — Stades successifs du métabolisme.

Fig. 17. — Autre individu qui vient d'expulser également une grosse sphère de cytoplasme.

Fig. 18. — La sphère de cytoplasme qui a été expulsée par rupture du pont dans la Fig. 16.

Fig. 19. — Individu en souffrance ; dans son noyau hypertrophié, l'eau a pénétré et les chromomères devenus indépendants sont en trémulation ; les deux grandes vacuoles ne sont plus contractiles.


1
2
3
4
5
6
V
7
8
9
10
11
12
M
L
P
N
13
14
15
16
17
18
19

PLANCHE XX

Le *Vacuolaria virescens* Ehr. (suite).

Fig. 1. — Individu arrondi avec ses deux flagelles, sa vacuole contractile, son noyau ; ses plastes, ses globules oléagineux et son appareil mucifère M.

Fig. 2. — Le noyau est beaucoup plus gros que dans l'individu précédent.

Fig. 3. — Structure normale schématique : M, appareil mucifère ; P. Assise unique des chloroplastes ; L, liposomes ; N, noyau et nucléole.

Fig. 4. — Le noyau semble avoir ses chromomères plus petits, plus nombreux et orientés en chaînettes.

Fig. 5. — Cellule entourée d'une épaisse couche de mucus gélatineux à stries concentriques.

Fig. 6. — Cellule dont le mucus coloré vitalement s'est déposé en plaques C à la surface du périplasme.

Fig. 7. — Formation de nosopodes rayonnants.

Fig. 8. — Indication du cytoplasme entourant le noyau et qui se montre plus chromatique que le cytoplasme extérieur.

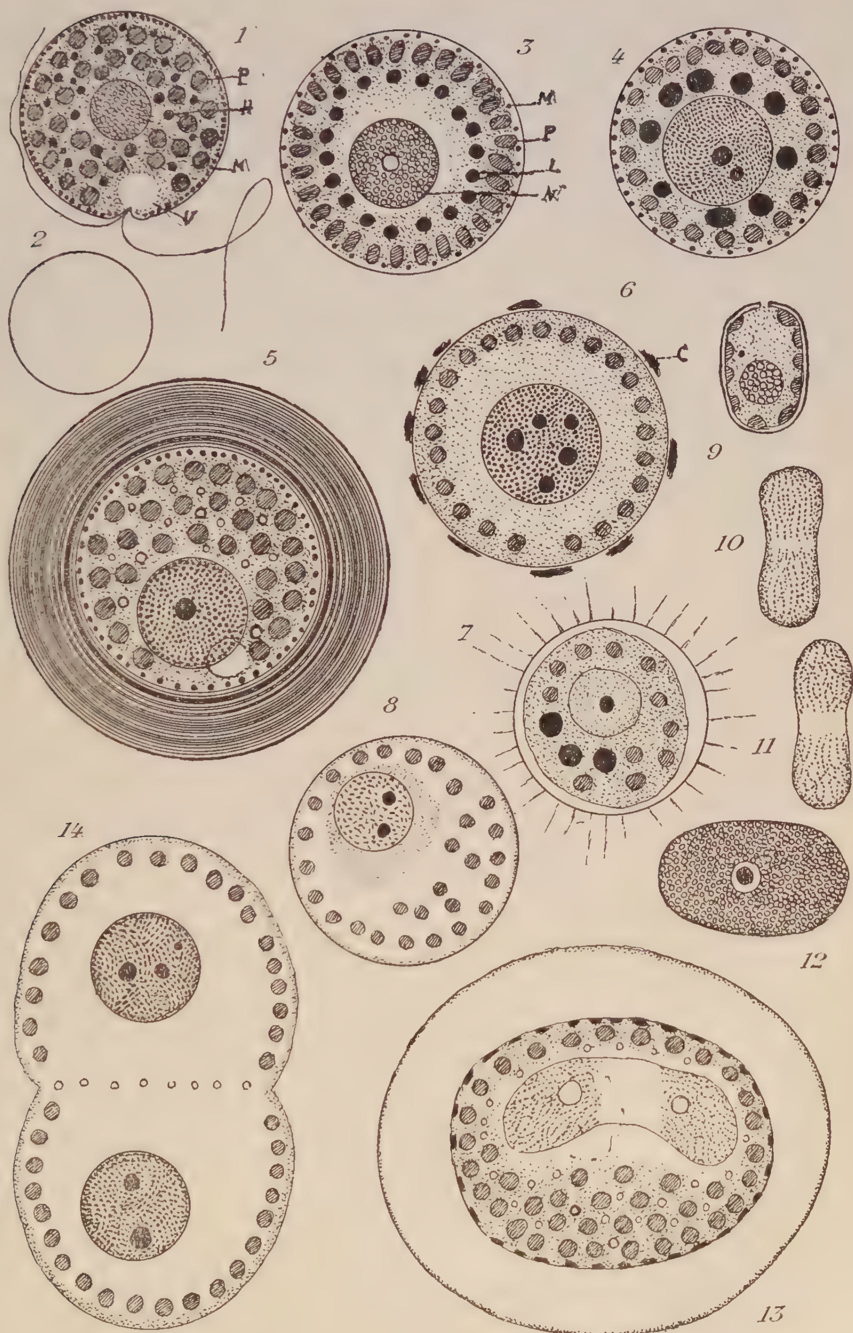
Fig. 9. — Noyau de *Trachelomonas* montrant des chromomères beaucoup moins nombreux et plus gros que ceux du *Vacuolaria*.

Fig. 10-11. — Un schéma de l'haplomitose chez les *Vacuolaria*.

Fig. 12. — Un noyau au début de l'haplomitose.

Fig. 13. — Le noyau à l'anaphase.

Fig. 14. — Bipartition du corps et reconstitution des noyaux.


1
P
H
M
V
2
3
M
P
L
N
4
5
6
C
7
8
9
10
11
12
13
14

AVIS IMPORTANT

Dans les circonstances actuelles et vu notre âge avancé, il serait imprudent de se livrer à des considérations trop optimistes sur l'avenir réservé à notre Revue ; elle est destinée, comme la plupart des autres, à subir le contre-coup des événements.

Loin cependant de nous abandonner à une inaction qui serait en opposition avec nos habitudes, notre intention est de parachever dans la mesure du possible les nombreux travaux qui restent encore à l'état de manuscrits dans nos dossiers et de poursuivre les observations nouvelles qui pourraient se présenter.

Le Botaniste, *qui a connu dans sa longue existence d'autres périodes difficiles, continuera donc sa publication courageusement, malgré les difficultés matérielles qui se dressent devant lui. Parmi les observations destinées à la Série XXX, nous envisageons de faire passer d'abord celles qui concernent les Cyanophycées dont nous avons étudié de nombreux représentants ; elles auraient pu voir le jour depuis deux ou trois ans ; mais chaque fois que nous voulions mettre notre projet à exécution un fait nouveau, la brusque découverte d'une structure ignorée ou d'un développement jusque-là inconnu, nous entraînait dans une direction différente.*

Il ne faut toutefois pas trop le regretter, car les résultats ainsi obtenus, par exemple dans le groupe des Péridiniens, avec la Série XXIX, sont, à différents points de vue, d'un intérêt qui ne peut échapper aux cytologistes, aux biologistes et même aux Systématiciens.

Il en sera de même, espérons-le, pour la Série XXX qui va commencer sans tarder, de sorte que sa parution ait lieu en 1940.

L'abonnement au Botaniste *jusqu'ici n'a jamais été exigé d'avance ; il ne le sera pas davantage pour la Série XXX.*

Nous serions cependant heureux que le plus grand nombre des

